16/C

ACADÉMIE DE LA RÉPUBLIQUE POPULAIRE ROUMAINE

REVUE DE BIOLOGIE

TOME II 1957 N° 2

N.C.P.
R.A.M.
U.K.

ÉDITIONS DE L'ACADÉMIE DE LA RÉPUBLIQUE POPULAIRE ROUMAINE

COMMONWEALTH MYCOLOGICAL INSTITUTE
8 DEC 1958

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/romanian-journal-of-biology-plant-biology_1957_2_2

ACADÉMIE DE LA RÉPUBLIQUE POPULAIRE ROUMAINE

REVUE DE BIOLOGIE

TOME II

1957

N°2

ÉDITIONS DE L'ACADÉMIE DE LA RÉPUBLIQUE POPULAIRE ROUMAINE

COMITÉ DE RÉDACTION

N. SĂLĂGEANU, membre correspondant de l'Académie de la République Populaire Roumaine, *rédacteur en chef*; TH. BORDEIANU; GR. ELIESCU; N. TEODOREANU; VASILE RADU, membres correspondants de l'Académie de la République Populaire Roumaine.

REVUE DE BIOLOGIE
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
JOURNAL OF BIOLOGY
ZEITSCHRIFT FÜR BIOLOGIE

SOMMAIRE
СОДЕРЖАНИЕ
CONTENTS
INHALT

Tome II, N° 2 1957

Page

ЭМИЛЬ ПОП, Анализ пыльцы в равнинных районах 159

N. SĂLĂGEANU and C. TAŞCĂ, On transpiration during daytime and during the vegetation period and on the economic coefficient of transpiration for certain cereals. Note III 187

C. C. GEORGESCU et GH. NIŢU, Contribution à l'étude de la circulation de la sève chez le pin noir, sain ou en voie de desséchement. 201

M. GUŞULEAC, Analyse des Blütenstandes der Caryophyllaceen nebst einem Ausblick auf das Gesamtproblem der Infloreszenzen 215

А. В. ГРОССУ, Новое о брюхоногих в РНР *Daudebardia rufa getica* nov. subsp. 247

PETRU BĂNĂRESCU, Vergleichende Anatomie und Bedeutung der *Valvula cerebelli* der Knochenfische 255

G. V. MARCOCI et M. POPA, Contribution à la description du crâne de *Monachus monachus* Herm., le phoque de la mer Noire 277

I. POPOVICI, M. ŢAGA und I. CÎRSTEŢ, Die Schutzimpfung gegen die ansteckende Agalaktie der Schafe und Ziegen mit lebenden Kulturen von *Capromyces agalactiae* 297

Г. КОНСТАНТИНЕСКУ и Е. НЕГРЯНУ, Новые перспективные гибриды для виноградарства РНР 305

V. GHEŢIE et M. DINU, Recherches concernant le porc monodactyle de Roumanie 319

RÉDACTION: BUCAREST, 125, Calea Victoriei

Академик ЭМИЛЬ ПОП

АНАЛИЗ ПЫЛЬЦЫ В РАВНИННЫХ РАЙОНАХ

Первоначальной, оставшейся и поныне основной целью анализа пыльцы было реалистическое и подробное восстановление истории четвертичного периода лесов, а следовательно, и сопутствовавших климатических колебаний в северном полушарии.

То, что эти леса, прежде всего, состояли из анемогамных видов с чрезвычайно богатым количеством пыльцы облегчило в неожиданной мере труд пыльцеведов и придало полученным результатам документальную ценность, еще не достигнутую никаким другим методом исследования прошлого флоры и в особенности растительности.

В подавляющем большинстве случаев исследуемым материалом был торф, главным образом, болотный, отлично сохраняющий всю массу пыльцы, оседающей из атмосферы из года в год и из столетия в столетие на поверхность олиготрофного болота.

В героический период полинологии (приблизительно между 1920 и 1935 гг.) эвтрофными болотами, с более землистым и более разложившимся торфом, почти полностью пренебрегали в этом отношении. Техника, с помощью которой из него можно получать ясные препараты, представляет большие трудности и зачастую не дает результатов.

Как правило, пыльца встречается редко и находится в различных стадиях разложения, до полной неузнаваемости.

Эти факты показывают, что различные типы пыльцы, находящейся в эвтрофном торфе, неодинаково устойчивы к разложению и что статистика еще оставшихся в торфе зерен пыльцы не показывает точно состава существовавших раньше лесов.

При отсутствии олиготрофного торфа, образовавшегося в течение этого периода, прибегали и к помощи дилювиальных эвтрофных отложений.

Лишь в последнее время статистический метод анализа пыльцы широко применяется не только при изучении эвтрофного торфа, но и раз-

личных водных и золовых отложений. Однако в этом случае главной целью не является восстановление бывшей вегетации, а установление возраста отложений для различных палеогеографических или даже геологических выводов.

Это общее явление почти в точности имело место и у нас, где послеледниковая растительность изучалась главным образом путем исследования пыльцы олиготрофных залежей. Однако наиболее древний и интересный лесной и климатический период — конца ледникового периода — пребореала был выяснен почти исключительно путем данных, полученных из эвтрофного торфа, независимо от того, происходил ли он из основания олиготрофной массы, или же сам целиком составлял эвтрофное отложение.

Последние залежи были в особенности важными как для истории растительности, которую они отображают, так и для определения возраста впадины, в которой они образовались.

В первую очередь, следует отметить залежь в Билборе, которая, больше чем какая-либо другая, служила до сих пор для уточнения изменений, которым подвергалась наша растительность в конце ледникового периода пребореала [32] ; за ней следуют залежи в Стоборе и Бэгэу [30].

Ободренные полученными результатами, мы собрали материал почти из всех наших главнейших эвтрофных болот и даже из многих менее значительных по размерам болот. Однако статистическое изучение их пыльцы оказалось неожиданно трудным. Техника изготовления препаратов, опознавание пыльцы и образование минимального количества пыльцевых зерен, необходимого для убедительной статистики, наконец, интерпретация результатов встречают столько препятствий, что иногда приходится отказываться от продолжения работы. Подобные трудности встречаются особенно часто, когда речь идет об эвтрофных болотах наших равнинных областей, где торф по мере понижения высоты местности над уровнем моря находится во все более и более дезорганизованном состоянии.

Мы нашли нужным подчеркнуть эти трудности для того, чтобы оправдать критический подход к анализу пыльцы исследуемых здесь залежей торфа.

В настоящей работе мы занимаемся, главным образом, двумя равнинными болотами, расположенными примерно на одной высоте над уровнем моря, но находящимися на значительном расстоянии одно от другого: Крайовица и Бервени (Эчедя). Определение pH торфа производил Д. Диаконяса при помощи ионометра «Симплекс».

КРАЙОВИЦА

(Крайовского района, Крайовской области)

В 2,5 км к западу от Крайовы, около села Крайовица (деревня Чернелеле), образовалось эвтрофное болото площадью около 20 га, называемое «Балта Крайовицей». Высота этого болота над уровнем моря—110 м.

Мы исследовали это болото 11 сентября 1949 г. и взяли пробы торфа для анализа пыльцы. При этом сравнительно непродолжительном исследовании мы воспользовались сотрудничеством тов. А. Буйя, И. Чобану, Николаеску-Плопшор и А. Михэилэ-Попеску.

В настоящий момент внешний вид болота носит явные следы человеческого вмешательства, что является естественным, поскольку оно находится в непосредственной близости большого города. Были сделаны попытки дренировать его, оказавшиеся неудачными из-за отсутствия значительного естественного стока. В восточной, менее сырой, части болота одно время занимались огородничеством. В настоящее время эта часть, как и его западная окраина, служит сенокосом.

Все это убеждает нас в том, что в болоте раньше было больше воды, чем теперь, и что его первоначальные флора и растительность должны были значительно отличаться от нынешних как в отношении содержания, так и внешнего вида. В самом деле, в некоторых более осушенных частях болота, куда заходит и скот, образовались состоящие из сорняков фитоценозы типа эфемеров.

Торф, наиболее близкого к нам происхождения (на 10 см глубины от поверхности почвы), содержит в абсолютно доминирующей пропорции следы *Dryopteris* и *Thelypteris*, потом в уменьшающемся количестве *Cyperaceae*, в особенности *Carex*, затем *Gramineae*, *Caryophyllaceae*, *Nymphaeaceae*, *Stratiotes*, *Composeae*, *Labiatae* и даже в виде исключения *Sphagnum*; эти остатки помогают нам восстановить в некоторой степени картину последней основной растительности, частично водяной, частично же характерной для эвтрофного торфяного болота.

НЫНЕШНЯЯ ФЛОРА

Первый ботаник, исследовавший Крайовицу, Д. Брындзэ, упоминает здесь присутствие вида *Menyanthes trifoliata*, ныне исчезнувшего [8]. Греческу отмечает присутствие в Крайове (Крайовице?) видов *Oenanthe silaifolia* и *Oenanthe media* [19]. Ниаради также опубликовывает свои флористические наблюдения 1929 г. [27]. Наиболее многочисленными являются растения, опубликованные Буйей и Михэилэ-Попеску [9]. Пользуясь этими данными, а также нашими личными заметками, мы можем установить для болота Крайовица следующий список, известных до сих пор сосудистых растений:

Dryopteris Thelypteris, Typha latifolia, T. angustifolia, Sparganium erectum ssp. *neglectum, Lemna minor* и *L. trisulca, Alisma Plantago-aquatica, Butomus umbellatus, Bromus commutatus, B. japonicus* var. *subsquarrosus, B. mollis, B. tectorum* и *B. secalinus, Catabrosa aquatica, Glyceria plicata* и *G. aquatica, Phragmites communis, Leersia oryzoides, Agropyrum intermedium, Poa palustris, P. trivialis, P. pratensis* и *P. silvicola, Melica ciliata, Phalaris arundinacea, Hordeum leporinum, Calamagrostis villosa* var. *nutans* и *C. canescens, Cyperus fuscus, C. flavescens* и *C. longus, Heleocharis palustris, Scirpus silvaticus, Schoenoplectus Tabernaemontani, Carex leporina, C. riparia, C. hirta* и *C. Pseudocyperus, Juncus Gerardi, J. articulatus* и *J. conglomeratus, Iris Pseudacorus, Asparagus officinalis, Salix alba, S. cinerea* и *S. fragilis*, гибрид *Salix fragilis* × *alba, Rumex crispus, R. pulcher, R. conglomeratus, R. Hydrolapathum* и *R. palustris, Polygonum aviculare, P. mite* и *P. lapathifolium, Chenopodium album, Atriplex hastata, Lychnis Flos-cuculi, Gypsophila muralis, Cerastium glomeratum, Stellaria media* и *S. aquatica, Ranunculus sardous, R. sceleratus* и *R. repens,*

Sisymbrium Sophia, Alyssum desertorum, Raphanus sativus, Rorippa austriaca и *R. amphibia, Capsella Bursa-pastoris, Nasturtium officinale, Thlaspi arvense, Potentilla reptans, Galega officinalis, Medicago lupulina, Lotus corniculatus, Trifolium repens, Erodium cicutarium, Euphorbia Cyparissias, Lythrum Salicaria, Lysimachia nummularia* и *L. punctata, Menyanthes trifoliata* (?), *Conium maculatum, Oenanthe aquatica* и *O. silaifolia, Urtica dioica, Althaea officinalis, Malva silvestris, Calystegia sepium, Myosotis caespitosa* и *M. micrantha, Valeriana officinalis, Solanum Dulcamara, Mentha aquatica* и *M. longifolia, Lamium amplexicaule, Scutellaria galericulata, Stachys palustris, Teucrium scordium, Lycopus europaeus, Veronica agrestis* (=polita), *V. Anagallis-aquatica* и *V. Beccabunga, Scrophularia alata, Galium palustre* и *G. aparine, Scabiosa ucranica, Xanthium spinosum, Bidens* sp., *Achillea millefolium, Arctium Lappa, Cirsium arvense.*

Хотя многие из перечисленных растений и растут в эвтрофных болотах, все же среди них мы не находим исключительно торфяниковых видов. Однако следует подчеркнуть интересное присутствие видов ***Menyanthes trifoliata*** и ***Calamagrostis canescens.***

Напротив, флора представляет смесь болотных видов, гелофитов и даже растущих на суше видов. Из числа последних особенно многочисленны сорняки. Посредине болота еще есть водное пространство, окруженное камышом.

При сравнении нынешней флоры с растительностью, на которую указывает самый новый слой торфа, становится совершенно ясным значительное антропогенное изменение растительного покрова.

ТОРФ

Путем зондажа во многих местах мы установили, что толщина торфа вместе с илом равняется 2—3 м. Начиная с 40 см и глубже торф так напитан водой, что местами не удается вынуть буром обычный образец.

На поверхности торф черного цвета, на глубине 90—100 см он превращается в торфяной ил, на глубине 120—130 см он становится очень землистым и даже песчаным. Начиная со 180—200 см минеральные частицы становятся все крупнее, участие торфяного компонента уменьшается, а пропорция воды увеличивается еще больше. Нам нигде не удавалось взять образцы глубже 200 см, так как применявшийся камерный бур не захватывает жидкого материала.

Насколько нам известно, до сих пор не производилось химического анализа торфа. Определение pH показывает, что во всей толщине реакция щелочная. Только в пробе № 2 pH оказался меньше 7 (6,85), в остальных же пробах pH — между 7,05 и 7,90. Следовательно, в течение всего времени болото было определенно эвтрофным.

Из серии 14 проб, взятых в восточной половине болота, можно восстановить следующую эволюцию: первая фаза была озерной, возможно с некоторым участием аллювиальных стоков вначале; потом образовался стоячий, лишенный обмена воздуха водоем, в котором первоначальная водяная растительность продвигалась более или менее концентрически к зоне наибольшей глубины, где и теперь еще осталось водное зеркало.

Во второй фазе — болотной — на дне отлагался торфяной ил.

В тех местах, где мы производили зондажи, болото главным образом состояло из *Gramineae (Phragmites!)*, *Typha*, *Juncus*, папоротников *(Thelypteris)*, *Caryophyllaceae (Lychnis?)* и пр., очень небольшого количества *Cyperaceae*, почти без мхов и без животных остатков.

В третьей фазе отлагался землистый торф. Эта фаза приблизительно совпадает с климатическим субатлантическим периодом бука (от 90—100 см глубины и выше). Этот торф все больше и больше состоит из *Cyperaceae*, главным образом, из *Carex* с большим количеством папоротников *(Thelypteris)* и из различных высших торфяно-болотных растений. И здесь мхи участвуют в незначительной степени, зато увеличивается количество свойственных торфнякам остатков низших животных.

Торф еще сравнительно недавнего происхождения; отложение его происходило целиком в послеледниковую эпоху и даже в последние два периода: дуба и бука (атлантический бореал — суббореал — субатлантический, согласно климатической схеме Блита—Сернандера).

Образование торфа началось во время полного господства дуба, но еще до его «бореального» максимума, характеризуемого одновременностью максимума орешника и смешанного дубняка. Согласно общепринятой хронологии, наиболее древний торф с илом в Крайовице насчитывает приблизительно 8000—9000 лет.

Отложение его происходило сравнительно медленно, приблизительно в 2—3 раза медленнее, чем отложение сфагнового торфа при благоприятных климатических условиях.

Учитывая все эти особенности торфа в Крайовице, мы приходим к заключению, что происхождение впадины, послужившей ложем для болота, не следует приписывать какому-то древнему тектоническому процессу, а скорее эрозии, вызванной водотоком, которым могла быть даже река Жиу.

Отложение торфа продолжается и поныне.

АНАЛИЗ ПЫЛЬЦЫ

Результат анализа дан в таблице 1 и на рис. 1.

Прежде чем представить результаты, мы должны выразить сомнение относительно чистоты материала, взятого из последнего слоя (слоя № 14).

Применялась та же техника работы, что и в наших прошлых работах. Материал всегда предварительно обрабатывался фтористоводородной кислотой для устранения кремнезема.

В эволюции леса, вытекающей из анализа пыльцы в торфе из Крайовицы, ясно различаются 2 главные фазы: *смешанных дубняков с орешником* (*Quercetum mixtum* пыльцеведов = дуб — липа — ильм) *и дубняков с буком,* между которыми включается еще одна, по-видимому, более короткая фаза: это фаза *дубняков с липой и грабом*.

Однако в течение всего времени в лесе наблюдалось господство дуба, который в первой фазе имеет абсолютное превосходство (53—72%),

а в последних двух — относительное, весьма высокое превосходство (32—40%, в виде исключения даже 59%). Столь высокие проценты *Quercus*, являющегося посредственным производителем пыльцы, к тому же сравнительно мало летучей, на самом деле указывают на существование массивных дубовых лесов, простиравшихся на значительные пространства.

Фаза смешанных дубняков с орешником отражается нижним слоем торфяного ила между горизонтами 210 и 120 см. Здесь обнаруживается наибольшее содержание *Quercus*, как это следует из произведенных до сих пор нами анализов пыльцы. Хронологически эта фаза соответствует фазе смешанных дубняков и ельников горного яруса, столь широко проявившейся в до сих пор произведенных исследованиях. Несомненными доказательствами этой одновременности являются: 1) отсутствие бука и граба до конца фазы. Действительно, бук обнаруживается в горизонте 120 см после максимума дуба и орешника, а граб в течение этого максимума в горизонте 135 см; 2) одновременная кульминация смешанного дубняка с орешником; 3) сравнительно массивное участие ильма в восходящей стадии фазы и достижение ильмом максимума (20%) раньше достижения его дубом.

Высокий процент ильма, производящего мало пыльцы и к тому же сравнительно тяжелой, доказывает значительное участие ильма в лесах. Несомненно, существовали ильмовые леса, что указывает на сильную летнюю жару.

Поражает максимум смешанного дубняка в горизонтах 135 и 150 см; до сих пор он еще не встречался: 83% ! Одновременный максимум орешника в 70—72% также, конечно, очень высок и доказывает сильное распространение орешника в дубняках. Все же в этой равнинной зоне он не достигает пропорций, встречаемых в синхронных слоях горного яруса [30].

В этой фазе береза отсутствует. Зато речные берега, а возможно, и самые болота, давали приют сравнительно значительному количеству ольхи (вероятно, *Alnus glutinosa)* и, в еще большей пропорции, различным видам *Salix*.

В половине упадка фазы (120—135 см), после максимума смешанного дубняка и орешника, мощно выдвигается липа. Высокий процент, доходящий до 17, достигнутый в отложениях этим энтомогамным деревом, являющимся, однако, слабым производителем пыльцы, показывает массивное участие липы в смешанных дубняках. Должно быть, существовали липовые леса, которые местами превосходили численно даже и дубняки.

Во всех горизонтах мы могли с уверенностью определить только один тип пыльцы: это пыльца вида *Tilia cordata.*

Уточнение эволюции лесов в этой фазе значительно облегчило бы определение видов *Quercus*. Однако пока удалось различить по морфологическим признакам пыльцы, и то лишь приблизительно, тип *pedunculata* и тип *sesiliflora*. Все же удалось установить присутствие *Quercus Ilex* в средиземноморских и даже балканских отложениях [16]. Эти два типа представлены рядом видов, но различение даже типов не

Таблица 1

Крайовица

№ п/п	Глубина (см)	pH	*Picea*	*Pinus*	*Abies*	*Fagus*	*Carpinus*	*Betula*	*Alnus*	*Quercus*	*Tilia*	*Ulmus*	*Quercetum mixtum*	*Salix*	*Corylus*	Плотность	*Juncus*	*Piroliaceae*	*Umbelliferae*	*Gramineae*	*Caryophyllaceae*	*Typha*	*Carex*	*Labiatae*	*Compositae*	*Stratiotes*	*Nymphaeaceae*	*X*	Пыльца не деревьев	*Pteridium*	*I*	Споры папоротников	*Sphagnum*	*Osmunda*	*Lycopodium*	*Equisetum*	*Botrychium*	*Arcella*	*Phryganella*
1	10	7,30	15	22	1	6	2	2	6	36	4	—	4	6	6	3,3	2	—	—	22	12	1	40	2	2	4	6	32	122	—	246	12	1	1				46	2
2	30	6,85	4	10	2	12	5	1	10	40	4	2	46	10	11	10,9	9	—	1	6	—	2	14	—	—	—	—	18	50	—	88	5	—	—				2	—
3	45	7,05	1	3	2	25	10	3	3	39	1	1	41	12	7	75	2	—	—	1	16	1	—	—	1	—	—	—	21	—	6	—	—	1				1	—
4	60	7,50	3	7	1	13	5	2	3	56	3	2	61	5	10	40	1	—	—	4	3	—	7	—	—	—	—	—	15	—	16	2	1	—				2	2
5	75	7,30	9	9	—	3	13	1	13	32	14	3	49	3	10	75	1	—	—	2	2	—	7	—	—	—	—	—	24	36	6	—	—	—				D	—
6	90	7,30	5	3	—	1	9	1	6	41	22	8	71	4	8	50	3	—	—	4	—	—	7	—	—	—	—	—	36	—	6	—	—	—				e	8
7	105	7,50	7	5	1	1	3	1	4	51	17	8	76	2	22	75	11	—	—	1	4	—	4	1	1	—	—	—	23	36	22	1	—	—				1	—
8	120	7,30	7	7	—	2	—	—	4	53	17	9	79	1	34	30	1	—	—	3	1	—	—	1	—	—	—	—	5	21	—	13	—	—	—				—	—
9	135	7,70	4	1	—	—	2	—	5	67	3	13	83	5	72	60	—	—	—	1	3	1	—	1	—	—	—	—	—	7	25	5	—	—				—	—
10	150	7,60	3	6	—	—	—	—	5	72	4	7	83	3	70	80	1	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	6	5	1	—	—				—	—
11	165	7,45	4,16	3,33	1,66	—	—	—	4,16	58,3	4,16	20	82,4	4,16	14,16	120	—	—	—	6	—	1	—	1	—	—	—	—	—	5	—	—	—				—	—
12	180	7,65	2	2	—	—	—	—	3	68	2	11	81,0	12	10	100	—	—	—	5	3	—	—	—	—	—	—	—	—	8	9	—	—	—				—	—
13	195	7,80	7	9	—	—	—	—	3	64	6	7	77	7	25	75	3	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	10	54	—	—	—				—	—
14	210	7,70	3,30	7,30	0,67	?	1,33	1,33	4,67	50,0	10,0	11,7	74,7	7,5	11,7	75	2	2	1	—	3	2	—	—	—	—	—	—	—	6	5	—	—	1				2	—

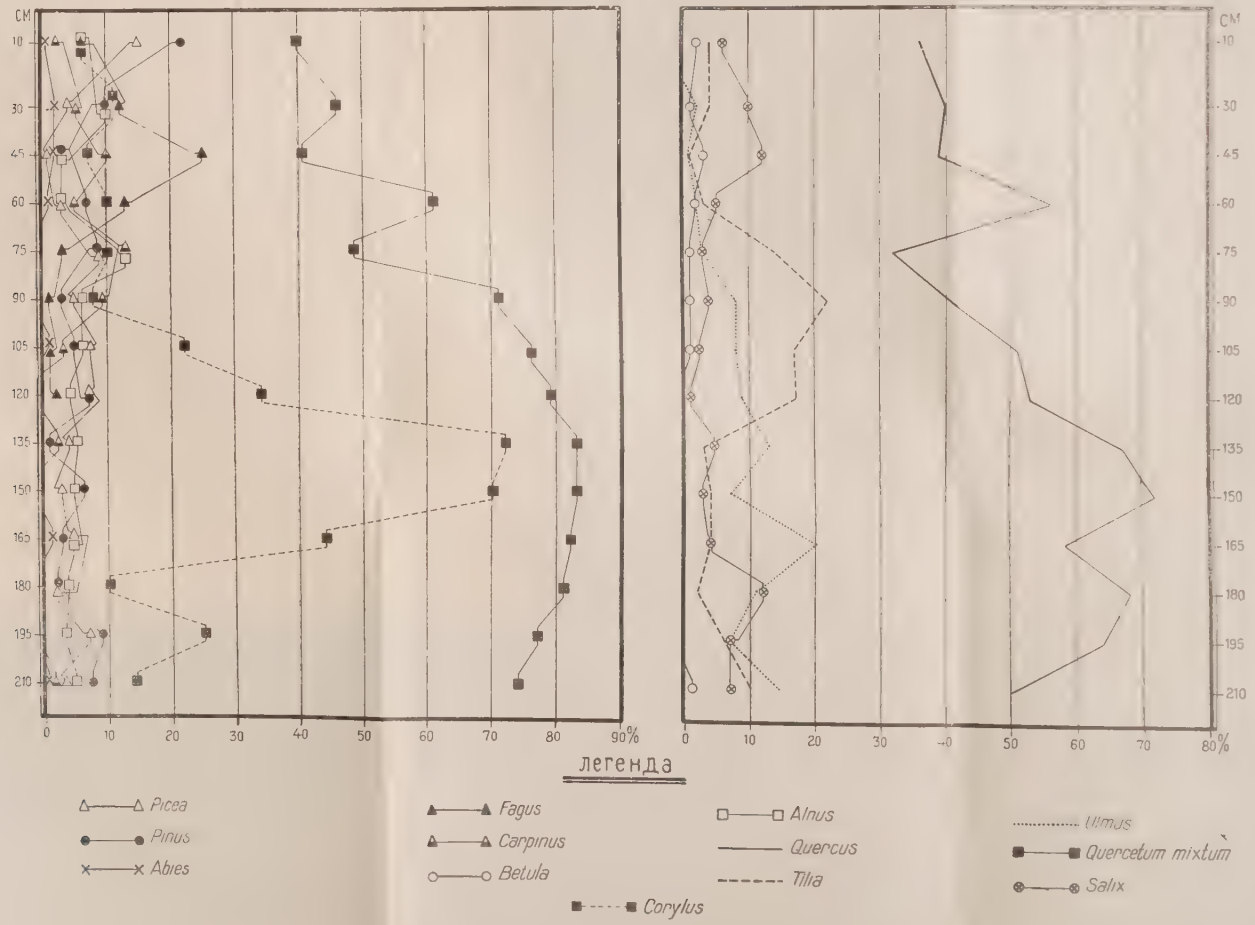


Рис. 1. — Диаграмма пыльцы из Крайовицы.

всегда является возможным, в особенности в эвтрофных отложениях. В пробах этих фаз нам удалось установить присутствие обоих типов, причем в глубинных пробах в особенности, по-видимому, господствует тип *pedunculata*.

Хвойные породы с их столь обильной пыльцой сравнительно слабо представлены и в этой фазе, за исключением, может быть, нижней пробы, взятой с глубины 195 см, где обнаружено 9% сосны и 7% ели. Известно, что в горном среднем и, главным образом, верхнем ярусах, в этой фазе были особенно обильны ельники. Удаленные от нашего болота приблизительно на 70—80 км к северу и северо-востоку ельники могли участвовать в пыльцевых отложениях лишь в пропорции 2—7%.

Сосновая пыльца, также довольно слабо представленная, происходила из горных сосновых лесов, сохранившихся на севере области после фазы господства сосны, в течение которой в Крайовице еще не было торфа.

Фаза дубняков с липой и грабом. Эта фаза сравнительно слабо представлена в профиле (между 105 и 75 см). Она характеризуется некоторым упадком дуба и более выраженным упадком орешника, сопровождаемыми зато необыкновенным развитием липы и несколько меньшим развитием граба.

Липа достигает здесь максимума в 22%, что для энтомогамного рода является поразительным. В довольно широком районе вокруг болота дубняки чередовались с мощными липовыми лесами; можно даже с уверенностью сказать, что эти последние росли в обилии вблизи от болота, так как тяжелая пыльца липы, производимая к тому же в небольших количествах, не может далеко разлетаться, особенно в массе. Распространение липовых лесов указывает на континентальный климат с жарким летом, но с более холодными зимами, чем в предшествующей фазе.

Количество граба, являющегося анемогамной породой, сравнительно незначительное; это заставляет нас думать, что граб развивался за счет дубняков на большом расстоянии от болота и на больших высотах. Его повышение и максимум (13%) до решительного выдвижения бука являются, однако, документальными показателями, позволяющими нам достоверную синхронизацию: разбираемая нами *фаза развертывалась одновременно с характерной для наших Карпат горной фазой граба,* следы которой в виде пыльцы ясно наблюдаются в Крайовицком торфе. Это происходило приблизительно 3000—4000 лет тому назад в конечной стадии послеледникового теплового периода.

Вид граба не удалось пока установить. В настоящий момент мы можем лишь думать, что речь идет о виде *Carpinus betulus*, из которого состояли карпатские грабовые леса во время этой фазы.

Следует подчеркнуть еще одно замечательное совпадение. На внешнем склоне горного хребта Бузэу во время фазы граба происходило массовое развитие ольхи, по масштабу достигающее приблизительно развития граба [1]. В этом случае мы наблюдали аналогичное явление,

[1] Э. Поп и И. Чобану, в печати.

не встречавшееся еще до сих пор в Карпатах, объяснение которого нам пока не удалось найти.

Фаза дубняков с буком. Эта последняя лесная фаза, продолжающаяся и поныне, отражается в верхнем слое торфа (60 — 0 см).

В фазе дуба с орешником бук представлен в Крайовице только к ее концу. В фазе дуба-липы-граба, бук начинает регулярно появляться, но в минимальной пропорции. Как и в Карпатах, его процент повышается затем в фазе граба, а к ее упадку он мощно развивается в форме массивов. Как и там, бук достигает здесь своего максимума, после чего начинает умеренно регрессировать. Его максимум в Крайовице (25%) сравнительно невысок по сравнению с одновременными высокими процентами дуба (36—56%) и, в особенности, смешанных дубняков (40—61%). Это означает, что в районе вокруг нынешней Крайовы продолжали господствовать дубняки, тогда как буковые леса обосновались в своей нынешней верхней зоне; в период их максимального развития ее нижняя граница была несколько ниже теперешней, так как они заняли значительную часть бывшей зоны грабовых лесов, откуда местами проникли и в дубняки нижнего яруса.

При изучении фазы бука важным сопутствующим элементом является *Abies* (пихта). Она появилась в отложениях и раньше, но совершенно непостоянно. В фазе, о которой идет речь, присутствие ее носит постоянный характер, но в столь незначительных размерах, что становится ясным, что она перенесена очень издалека.

В этой же фазе в отложении постоянно примешивается береза, появившаяся еще в предыдущей фазе, но в минимальных количествах.

В ближайший к нынешнему времени период анализ пыльцы указывает на *быстрое сокращение лесов вокруг Крайовы.* Верными признаками этого являются:

1. Скачкообразное уменьшение пыльцевых отложений. Действительно, с более или менее средней плотности пыльцы в горизонте № 3 (75 зерен в препарате!) ее количество доходит до 10 зерен в предпоследнем горизонте и до 3,3 зерен в последнем. 2. Одновременное аномальное увеличение количества пыльцы *Picea* и, особенно, *Pinus*, производящих обильную пыльцу, которая всегда чрезмерно выделяется в пыльцевом осадке из отдаленных лесов. 3. Чрезмерное увеличение количества пыльцы травянистых растений (50—122%), указывающее на отсутствие лесов вблизи от болота.

Это отсутствие лесов является не следствием недавнего процесса естественного остепения, а результатом упорной выкорчевки лесов и замены их посевами зерновых. В пыльце последнего слоя мы находим классическое подтверждение этого антропогенного явления, выраженное весьма ясно: необычайное увеличение количества пыльцы злаковых, в особенности пыльцы с крупным диаметром, принадлежащей, следовательно, культурным злакам, и параллельное общее уменьшение пыльцы деревьев.

Но и в этих последних горизонтах дуб сохраняет относительное преобладание, несмотря на деформирующее влияние пыльцы хвойных на спектр пыльцы. Таким образом, обширный район Крайовы остал-

ся в зоне древних дубняков. В этом типе лесов участие ильма снижается до незначительной степени ; зато липа сохранилась до последнего времени в значительной пропорции, в виде остатков липовых лесов предыдущей фазы. Количество граба также постепенно снижается.

В течение этой последней фазы флора и фауна болота также отличаются от более древних фаз. К концу предыдущей фазы и в начале последней в исследованном торфе мы находим богатый слой диатомовых водорослей ; это указывает, что место зондажа находится под водой. В остальной части и до поверхности господствуют виды *Cyperaceae*, в особенности осока, сопровождаемая видом *Dryopteris Thelypteris* и довольно богатой торфяно-болотной фауной, состоящей, главным образом, из простейших. Даже в последнем исследованном слое очень сильно увеличивается количество *Arcella* корненожек, живущих в типичных торфяных и даже кислых сфагновых болотах. Также в поверхностном торфе мы спорадически находим и остатки *Sphagnum*.

Как лес, так и биоценозы этого болота, а следовательно, и принадлежащий к последней фазе торф, указывают на увлажнение и похолодание климата по сравнению с предшествующей фазой и тем более по сравнению с фазой дубовых лесов с орешником.

ОБСУЖДЕНИЕ

Болото Крайовицы является для нас пока единственным источником поленаналитической документации в равнинном районе, расположенном к югу от Южных Карпат. Поэтому мы попытались использовать все микростратиграфические признаки, которые позволили бы сделать какие-либо выводы относительно истории леса, растительности и климата в течение всего времени образования торфа.

В первую очередь, мы установили, что наша документация начинается лишь с теплого послеледникового периода, во время полного господства смешанного дуба. Таким образом, для нас не является возможным точно восстановить климатический и лесной комплекс во время последнего оледенения, пребореала и начала теплого послеледникового периода.

Это обстоятельство является неудачей. Зато мы имеем возможность подробно и достаточно точно проследить эволюцию с тех пор и до настоящего времени.

В связи с нашей документацией становится необходимым обсуждение некоторых вопросов истории растительности, в частности касающихся исследуемой нами области : *проблемы степи, проблемы возраста дубняков и проблемы бука.*

Проблема степи. Болото находится на границе между плоскогорьем и равниной Олтении, на высоте 110 м над уровнем моря.

С климатической точки зрения оно также представляет собой комплекс крайностей. Среднее годовое количество осадков за период времени с 1896 до 1910 года равняется 528 мм, представляя следующие средние по временам года : зимой — 102,1 мм ; весной — 138,0 мм ;

летом — 164,0 мм и осенью — 123,7 мм. Средняя годовая влажность за 1896—1905 гг. низкая: 63,9 (летом только 49,2 !). Средняя годовая температура довольно высокая: 10,70 (за период времени с 1887 по 1910 г. !) [14]. Однако на одинаковой параллели с Крайовой и вблизи от нее можно найти местности, где годовое количество атмосферных осадков снижается до 400 мм.

Показатель засушливости Крайовы равняется 30—35, но он почти касается северной границы зоны с показателем, равным 24—30 [22] и [37].

Таким образом, нынешний климатический комплекс еще благоприятен лесной растительности. Действительно, Крайова расположена в зоне дуба, в зоне *четвертичных, следовательно* древних, дубняков — Енкулеску [14] или в зоне *Quercion* — по Сэвулеску [37]. К югу расположена полоса лесостепи (с показателем 24—30), начинающаяся от гор Мехединць и сильно расширяющаяся у Романаць, к юго-востоку от Крайовы. Таким образом, по меридиану Крайовы граница дунайской степи с юга расположена ближе, чем граница буковых лесов с севера.

Если в настоящее время под влиянием наиболее влажных во всем послеледниковом периоде климатических условий район Крайовы сравнительно так близок к лесостепи и даже к степи, естественно предположить, что в максимально теплой фазе послеледникового периода степь значительно заходила к северу от параллели Крайовы.

Настоящий анализ показывает эволюцию теплого послеледникового периода, в котором встречается максимальное развитие дубняков и орешников, что вообще считается выражением максимальной теплоты и засушливости в послеледниковый период. Следовательно, именно в этой фазе следует ожидать широкого продвижения степи к северу от нынешнего положения.

С поленаналитической точки зрения степь, расположенная вблизи от исследуемой залежи, распознается на основании следующих признаков: 1. Очень низкая плотность пыльцы в торфе. 2. Чрезмерно повышенный процент пыльцы недревесных видов („N.A.P.“ = *non arborum pollen* = пыльца недеревьев, показанная в диаграмме под инициалами „N.B.P.“ = „Nichtbaumpollen“), главным образом, злаковых. 3. Преобладание легкой пыльцы, производимой в большом количестве. В убывающем порядке в этом отношении она располагается следующим образом *Pinus — Betulaceae — Picea — Fagus — Quercus — Ulmus — Tilia* [16].

Критически изучая эти признаки степи по статистическим таблицам, *мы не можем придти к выводу, что во время пароксизма теплого послеледникового периода вокруг болота существовали обширные степи,* как это предполагалось раньше.

Статистика показывает абсолютное преобладание пыльцы буковых со значительной примесью энтомогамной пыльцы липы (*Tilia*). Хвойные представлены слабо. Последовательные спектры пыльцы деревьев указывают, следовательно, на относительную близость лесов. Пыльца недревесных видов, в частности злаков, представлена слишком слабо.

Плотность пыльцы за небольшими исключениями выражена величинами, которые умеренно ниже нормальных. Однако в этом отношении следует внести поправку. От начала образования торфа и до окончания интересующей нас теплой фазы прошло около 6000—7000 лет, причем толщина осевшего за этот промежуток времени торфа равняется всего 1 метру. Если учесть отношение этих величин к средней скорости образования торфа, то мы найдем, что самый древний торф в Крайовице образовывался в 2—3 раза медленнее. В этом случае следует считать плотность пыльцы также в 2—3 раза меньше, чем это нам кажется, в том случае, если не учитывать этой поправки. Это единственное указание, заставляющее нас думать, что в то время вокруг нашего болота лес не был густым.

Сопоставляя все эти данные анализа, мы приходим скорее всего к выводу, что во время теплого периода район Крайовы находился в *широком комплексе лесостепи,* населенной, главным образом, видами родов *Quercus*, *Ulmus* и *Tilia,* причем к северу, на расстоянии, которое нельзя определить, но которое во всяком случае не слишком велико, находились *компактные и очень обширные дубовые леса,* наверное, занимавшие значительную часть нынешней зоны бука.

Возраст дубняков. Во время последующих фаз и, особенно, в течение последней фазы, эти огромные дубняки сильно сократились в горах и на холмах из-за нашествия буковых лесов. Зато они продвинулись, но в гораздо меньшей степени, в равнину, вместе с передовой лесостепью. Общим результатом было сильное сужение как зоны дуба, так и лесостепи.

Если учитывать такого рода колебания в их составе и границах, то дубняки Прикарпатья и на плоскогорье Олтении «древние» (термин Енкулеску) [14]. Этот же автор называет их и «четвертичными». Если под этим следует понимать возраст плейстоцена («дилювиальный»), то этот термин не соответствует действительности.

Именно в Крайовице нам не удалось найти указаний, касающихся ледникового пребореала, которые могли бы устранить любое сомнение. Однако анализ пыльцы из более или менее аналогичных районов, расположенных внутри цепи Карпат, из Дорохойской лесостепи, со склонов Карпат в районе Бузэу и даже с Балкан [10], [39], нас убеждает в том, что во время последнего оледенения лиственные массивы и, в особенности, лиственные зоны были уничтожены не только внутри цепи Карпат, но и на широкой окружающей их полосе.

Гипотеза Прокопиану, допускаемая Русеску [36] и Енкулеску [14], согласно которой нынешние дубовые леса являются прямыми потомками третичных, не может быть правильной. Наши виды дуба филогенетически происходят от третичных дубов, росших на различных высотах; нынешняя же зона дубняков является древней, послеледниковой формацией.

По отношению к указанным выше фронтальным колебаниям, относящимся к послеледниковому периоду, является, по-видимому, исключением полосы дубняков, расположенных в прикарпатской низменности; из которой продвинувшиеся буковые леса их оттуда не вытеснили, но

все же их опередили в направлении к югу. Эти окруженные буком дубняки являются реликтами засушливо-жаркого послеледникового периода ; они оставались на месте и в течение последующих фаз, когда дубовые леса, от которых они оторвались, продвинулись к югу.

Если дубняки как сплоченная зона были уничтожены и в Олтении во время последнего оледенения, то очень возможно, что виды так называемого *Quercetum mixtum* могли найти в этом районе во время ледникового периода хорошо защищенное убежище, где они чаще встречались и откуда они могли быстро распространиться после смягчения климата в послеледниковый период.

По-видимому, именно на этом широком внешнем карпатском склоне, между Олтом и Дунаем, в послеледниковый период росли самые густые дубовые леса нашей страны. Во всей известной литературе мы нашли лишь в одном случае послеледниковый максимум *Quercus* более высокий, чем найденные в Крайовице (77% в Швабии) (по Фирбасу [16]).

Как это следует из настоящих анализов, проблема степи в древних послеледниковых дубняках в Олтении станет еще яснее, если учесть *интересную конфигурацию общего рельефа.*

Все более суживающаяся Дунайская равнина замыкается под конец на западе огромной Карпато-Балканской дугой, образованной горами Вулкан-Черней-Мироч-Планине. Со всех хребтов этой дуги рельеф спускается амфитеатром к Дунаю. В этом обширном закрытом на западе амфитеатре, вид которого наводит на мысль об убежище для биоценозов, с богатыми горами, возвышенностями и холмами, изборожденными долинами, должны были существовать даже во время оледенения многочисленные убежища лиственных деревьев, откуда с начала послеледникового периода бурно распространились элементы смешанных дубняков во главе с родом *Quercus*, который доминировал с тех пор и до последней фазы над другими родами.

При столь защитной конфигурации рельефа, благоприятствуемые историческим фактором, массивные послеледниковые дубняки могли лучше бороться с жарким и засушливым климатом, благоприятствующим степи. Результатом борьбы между господствующими в амфитеатре дубняками и наступающей степью явилась прежде всего обширная лесостепь и взамен этого довольно значительное уменьшение распространения степи по сравнению с нынешним их соотношением.

К востоку от полукруга, начиная приблизительно от линии реки Олт, где проход между горами и равнинами расширяется, а влияние восточного континентального климата быстро усиливается, положение меняется.

Можно было бы ожидать, что в таком районе, как мы изучаем, в пыльцевом осадке теплого послеледникового периода есть данные, касающиеся *наших термофильных древесных пород*, возраст которых был столь спорным. Но наши ожидания оказались напрасными.

Мы не можем пока отличить пыльцу вида *Corylus colurna* от пыльцы обыкновенного орешника ; пыльцу граба также нельзя отличить от пыльцы грабинника. Пыльца каштана (*Castanea*) частично сохраня-

ется и является весьма характерной, но мы ее совершенно не обнаружили в анализированных пробах ; то же можно сказать и о пыльце *Juglandaceae*, которая также хорошо опознается. Пыльца *Acer* и *Fraxinus* сохраняется с трудом, и пока еще не существует способа ее дифференциального диагноза. В древней фазе дубняков нами отмечены совершенно исключительным образом эти два рода.

Проблема бука в Олтении. В древней теплой фазе дубовых лесов и исследованном нами материале только в последнем образце (№ 14) нам удалось найти несколько зерен пыльцы бука и то под знаком вопроса. Мы сомневались в чистоте этой пробы с самого начала, еще на месте. Действительно, в ней видно загрязнение, происшедшее от верхних образцов (листья *Sphagnum*, пыльца *Carpinus*, *Betula*).

Бук появляется лишь в последнем горизонте древних дубняков, количество его в следующей фазе умеренно увеличивается и сильно возрастает в последней свойственной ему лесной фазе.

Такое поведение бука приводит нас к выводу, что буковые древостои из окрестностей Крайовы, а также более северные его популяции не только не являются реликтами третичного периода, но даже и не древними послеледниковыми реликтами. Они представляют собой недавние (давностью в две-три тысячи лет) проникновения, когда климат, ставший более влажным и холодным, способствовал поселению буковых лесов во всем альпийско-карпатском ареале.

С точки зрения прямых доказательств остается еще неразрешенной проблема вида *Fagus orientalis*, так как еще неизвестны признаки различия между пыльцой *Fagus silvatica* и пыльцой *Fagus orientalis*.

То обстоятельство, что в древней (первой) фазе дубняков мы не обнаружили пыльцы бука, показывает, что в течение всего этого долгого промежутка времени бука вблизи не существовало.

БЕРВЕНИ („AGGERDÖ")

(Района Карей, области Байя-Маре)

К северо-западу от гор Карей, налево от Сомеша, простиралась до конца прошлого века самая большая и самая интересная группа болот внутри цепи Карпат, известная под названием «Млаштина де ла Эчедя» (Болото Эчедя или «Эчеди-лап» на венгерском языке) по названию села Надь Эчед в Венгрии. Это болото занимает две трети бассейна реки Красна, представляющего собой мелкую впадину, общий наклон которой едва достигает 9,174 м ; ее пересекала когда-то река Красна. Площадь болота равнялась 290 кв. км [13] ; оно было совершенно осушено в 1895—1899 гг., для чего производились весьма дорогостоящие работы. С тех пор оно превратилось в сельскохозяйственную площадь, около трети которой находится у нас, а остальная часть на территории Венгерской НР. Специальная румыно-венгерская гидротехническая комиссия постоянно наблюдает за очисткой и правильной работой каналов, чтобы воспрепятствовать поднятию уровня инфильтрирующейся воды, а следовательно, и новому заболачиванию.

Географическое и биологическое восстановление прежнего облика огромного болота имеет особую важность как для нашего исследования, так и для общего ознакомления с подлинными физическими и биологическими условиями этого равнинного, интенсивно возделываемого района. К сожалению, это восстановление является очень трудным делом и никогда не будет удовлетворительным и полным.

О болоте Эчедя было написано множество воспоминаний, в особенности охотниками и рыболовами, с восхищением рассказывающими интересные, во многих случаях совершенно необычайные вещи. Их заметки о растениях и животных под данными им народом названиями страдают неточностью. Все же в некоторой степени они помогают нам восстановить облик этого болотного комплекса, уничтоженного 60 лет тому назад.

Болото изучали, однако, и научные работники ; их данные являются для нас особенно ценными.

В частности, особенно важно для потомства то обстоятельство, что болото изучал и знаменитый ботаник П. Китайбель, с присущей ему компетентностью и обстоятельностью, тогда, когда «*Lacus Ecsediensis*» еще не был тронут.

11 июля 1796 г. он пересек болото от Бервени, по-видимому, до Эчедя и отметил 95 видов *Cormophyta*. Его заметки были опубликованы в 1863 году Канитцом [23], а потом полностью в 1945 г. Гомбоци [18]. Его список растений является фундаментальным.

Вторым ботаником, изучавшим болото Эчедя, был венский ученый Алоиз Покорни, который в поисках торфяных болот летом 1859 г. объехал всю венгерскую равнину. На озерах, каналах и болотах Эчедя он отметил присутствие 5 видов мхов, 1 *Pteridophyta* и 6 цветковых [28] и включил болото Эчедя в свой общий обзор «форм растительности Венгерской равнины» [29].

В 1867—1879 гг. А. Кернер также критически упоминает о растительности в Эчедя [24]. Другие разрозненные данные мы находим у различных географов (Цирбус, Тимко) и зоологов (Герман, Ловаши). Следует упомянуть о зоологической работе Ловаши, которому Будапештская Академия поручила изучение птиц в Эчедя. Его заметки 1886—1889 гг. были опубликованы лишь в 1931 г. [26]. Он перечисляет 73 вида птиц, сопровождая их экологическими наблюдениями, и указывает в общих чертах, но с полной компетентностью, главнейшие растительные формации этого болота.

О. Герман отмечает виды рыб, водящихся в озерах и под сплавиной болота, и упоминает о применяемой там технике рыболовства [21].

Общий синтетический обзор флоры и фауны, под народными наименованиями, нам дает Гереши [17].

Следует отметить работы географов Цирбуса [12], [13] и Тимко [43], [44], описавших облик болота до и после дренирования.

Упоминаемое во всех этих работах бывшее болото «Млаштина де ла Эчедя» представляется нам грандиозным памятником природы, отличавшимся дикой примитивностью и обильной фауной и флорой (рис. 2).

Озера, лужи, рукава, глубокие источники чередовались с типичными участками сплавины, от которой ветер отрывал плавучие острова.

Рис. 2. — Вид болота Эчедя. Рисунок Л. Патаки прошлого столетия.

Рис. 3. — Ловля рыбы вершей из-под сплавины в болоте Эчедя. Гравюра прошлого столетия. По О. Герману [21].

В других местах камыш был неподвижен (рис. 3). Значительная часть болота представляла собой характерное эвтрофное болото. Торф, по-

крытый зачастую в течение долгого времени водой, отставал время от времени от грунта и, поднимаясь вверх, плавал толстым слоем по воде („*láplökés*"). Через несколько лет этот торф покрывался торфяной растительностью и укреплялся [12]. Одной из самых распространенных и исключительных формаций были кочки—так называемые «попындоачеле» — из осоки, главным образом, из вида *Carex Hudsonii*. Уничтожение их было одной из наиболее трудных подготовительных для

Рис. 4.—Ольховник, залитый наводнением, в болоте Эчедя. По К. Гереши [17].

вспашки операций, проведенных после дренажа. Ракитники, ивняки и чистые рощи ольхи зачастую бывали затоплены. Деревья их образовывали «корневые корпуса» вследствие ритмического повышения уровня фильтрационных вод. Существовали также и возвышавшиеся над водой острова и песчаные гряды („*gorond*").

Установлено, что в XVIII веке уровень воды сильно снизился и болото уменьшилось. В следующем же столетии, наоборот, вода поднялась еще выше, а болото распространилось, затопивши даже некоторые поселения (рис. 4).

НЫНЕШНЯЯ ФЛОРА

Даем ниже список растений, научные названия которых были отмечены указанными выше ботаниками:

Riccia natans, Marchantia polymorpha, Aulacomium palustre, Hypnum cuspidatum и *Hypnum Kneiffi, Salvinia natans, Dryopteris Thelypteris* и *D. Filix-mas, Holcus lanatus, Phragmites*

communis, Calamagrostis epigeios, Briza media, Poa palustris и *P. trivialis, Glyceria aquatica* (*„Poa aquatica"* цитировано по Китайбелю); *Agrostis „hispida"* (Китайбель) и *A. tenuis*? (*A. capillaris* цитировано по Китайбелю), *Carex dioica, C. riparia,* (*C. acuta* цитировано по Китайбелю), *C. flava, C. panicea, C. Hudsonii, Heleocharis palustris* (*„Scirpus palustris"* цитировано по Китайбелю), *Scirpus lacustris, Cyperus flavescens* и *Cyperus fuscus, Eriophorum angustifolium, Triglochin palustre, Juncus conglomeratus, J. articulatus, J. bulbosus* и *J. bufonius, Veratrum album* (?), *Stratiotes aloides, Hydrocharis morsus ranae, Iris pseudacorus, Orchis maculata* (цитировано по Китайбелю; ошибка, по мнению Кернера), *Epipactis palustris, Cephalanthera longifolia* (*Serapias longifolia* цитировано по Китайбелю), *Potamogeton natans, Typha latifolia* и *Typha angustifolia, Betula pubescens, Alnus glutinosa, Salix aurita, S. alba* и *S. incubacea* (Китайбель), *Populus tremula, Urtica galeopsidifolia* (Покорни), *Rumex conglomeratus* (*Nemolapathum* цитировано по Китайбелю), *R. aquaticus* и *R. crispus, Polygonum Hydropiper, Stellaria graminea, Dianthus superbus, Lychnis flos-cuculi, Thalictrum flavum, Ranunculus Lingua* и *R. acer, Caltha palustris, Nymphaea alba, Rorippa amphibia, Aldrovanda vesiculosa, Filipendula Ulmaria, Lathyrus pratensis* и *Lathyrus paluster, Vicia Cracca* и *V. sepium, Linum catharticum, Lythrum Salicaria, Trapa natans, Sium latifolium, Cicuta virosa, Angelica silvestris, Peucedanum palustre, Epilobium palustre, Lysimachia vulgaris, Calystegia sepium, Symphytum officinale* и *S. tuberosum*? (Ловасси), *Lycopus europaeus, Prunella vulgaris, Stachys palustris, Scutellaria galericulata, Solanum Dulcamara, Pedicularis palustris, Euphrasia stricta, Rhinanthus minor, Veronica longifolia f. geniculata, Galium uliginosum, Valeriana officinalis, Campanula Cervicaria, Inula salicina, Achillea millefolium, Senecio paludosus, Picris hieracioides, Cirsium palustre* и *C. rivulare, Sonchus paluster* и *S. arvensis, Leontodon hispidus, Scorzonera purpurea, Eupatorium cannabinum.*

В этом списке мы узнаем главнейшие озерные, болотные, сплавинные, ивняковые и торфяниковые формации. Перечисляем ниже торфяниковые виды — ***Carex dioica, Carex flava, Carex panicea, Salix aurita, Betula pubescens*** и виды преимущественно торфяниковые — ***Epipactis palustris, Dianthus superbus, Linum catharticum, Scutellaria galericulata.***

Естественно, что в периоды отмеченного в исторические эпохи медленного, но значительного колебания уровня фильтрационных вод аспект растительности значительно менялся. Заметные изменения наблюдались в этом отношении после выбрасывания на поверхность воды старых пластов затопленного торфа или же после продолжавшихся в течение нескольких лет засух. Во время этих засух некоторые части болота превращались в луга или даже в посевы клевера, кукурузы, ржи и капусты, «дерзко» растущих, по выражению Китайбеля.

ТОРФ

После осушения болота обнаженный торф был распахан и обработан. Но на протяжении тысяч гектаров он был совершенно уничтожен многочисленными пожарами, из которых наиболее катастрофическим был пожар 1903 года [42].

Старейшие данные о торфе показывают толщину его в 50—100 см в южной части болота и в 60—150 см и даже в 2 м в его центральной части. Однако не исключается, что некоторые авторы смешивали понятие торфа с понятием землистого ила, который, как правило, образует основание, иногда чрезвычайно толстое, для торфа.

Недавние зондажи, произведенные Шюмеги, выявляют максимальную толщину слоя торфа с топью в Кэмине (района Карей) в 50 см, в Бервени — в 100 см, а в Матесалке (Венгерская НР) — в 150 см.

Согласно старому анализу, произведенному Эмстом [1], высушенные на воздухе образцы торфа из Эчедя содержали: углерода 19,94—28,64% ; водорода 2,25—3,20% ; кислорода 14,16—19,91% ; азота 0,96—1,37% ; серы 0,43—0,48% ; влаги 7,52—9,10% ; зольных веществ 54,74—37,37% ; калорий 1667—2451. Удельный его вес колеблется от 0,423 до 0,440.

В румынской части болота наиболее компактный участок торфа находится в селе Бервени, в месте, называемом «Аггердо» (Aggerdö). На краю глубокой канавы мы обнаружили здесь торф, которого не касался плуг. Толщина его равняется 55—60 см, и он залегает на торфяном грунте (бывшем когда-то топью) в 75—90 см толщины, под которым находится тонкий слой (толщиной около 10 см) серого ила металлического цвета. Еще доступное основание состоит из слоя желтой глины около 2 м толщины.

В лежащем под торфом торфяном грунте мы не нашли ни пыльцы ни других распознаваемых остатков. Собственно торф очень рыхлый и легкий. В нем можно различить макроскопические остатки. *Typha* и *Cyperaceae*. Микроскопирование показало многочисленные остатки ткани *Carex* и других *Cyperaceae*, спорангии и споры *Polypodiaceae (Thelypteris!)*, сравнительно часто встречающиеся болотные корненожки *(Arcella, Difflugia, Phryganella, Centropyxis, Nebella)*, *Rhabdocelideae* и водяных клещей. В верхних слоях сильно увеличивается количество спор *Thelypteris* (до 107% по отношению к пыльце древесных пород), пыльцы типа *Caryophyllacee* (до 123%), потом корненожек, главным образом, сфагновых, как например *Arcella*, *Phryganella*, *Difflugia*, вместе с листочками *Sphagnum*, и даже пыльцы *Drosera*. Это означает, что местами, как это случалось в «Аггердо», болото, бывшее в течение продолжительного периода типично эвтрофным, к концу процесса заторфования вошло в переходную фазу, не достигнув, однако, значительной степени олиготрофности.

Интересно колебание pH торфа (таблица 2, графа 3). Слой диатомовых водорослей, расположенный между торфяным грунтом и собственно торфом (горизонт № 6 таблицы), является выраженно кислым (pH = 4,9). Отложившийся на этом слое торф в общем относительно кислый (pH = 6,1—6,6), в то время как последний сформировавшийся слой снова становится значительно кислым [5], [8], что совпадает с типом переходного болота, аспект которого можно восстановить по растительным остаткам верхнего торфа.

В основном торф имеет слабокислую реакцию в противоположность слабощелочному торфу из Крайовицы.

Здесь мы имеем дело с древним торфом, прекратившим свое отложение еще до несомненного проявления послеледниковой теплоты.

---

[1] См. Ласло [25].

АНАЛИЗ ПЫЛЬЦЫ

Результат анализа показан в таблице 4 и рис. 5.

В нижнем слое (на глубине 55 см) мы не обнаружили пыльцы; все поле зрения под микроскопом было занято диатомеями, что указывает скорее на озеро, чем на болото.

В двух образцах торфа, лежащего над топью (№ 4 и № 5), диатомеи еще сравнительно многочисленны.

Во всем торфе пыльцевые отложения сильно разложились. В то же время плотность их очень невелика (4—25 зерен в препарате), тогда как количество пыльцы недревесных видов достигает значительных величин (6—123%), однако, без того, чтобы процент пыльцы злаковых был значителен (0—5%).

Из этих данных мы можем заключить, что во время осаждения торфа *в ближайшем соседстве с болотом лесов не существовало.* Древесная пыльца заносилась сюда издалека. Даже ольховники, достаточно частые в прошлом веке в Эчедя, существовали лишь в небольшом количестве и то лишь во время последнего этапа осаждения торфа. Приблизительно тогда же существовали и ивняки (*Salix*), на этот раз более обильные, так как пропорция в 6—18% *Salix* показывает очень большое число экземпляров. Пыльца хвойных, в особенности пыльца *Pinus*, подавляет пыльцу лиственных. Однако в обоих нижних слоях показатели сосны настолько высоки (53—63%), что их нельзя объяснить частым в палинологии явлением, когда при переносе пыльцы на большие расстояния, хвойные значительно больше представлены, чем лиственные. С уверенностью можно сказать, что здесь мы находимся в лесной фазе, в которой в основном преобладала сосна и в меньшей степени ель (*Picea*). Это наблюдение подтверждается слабым участием элементов смешанных дубняков, в особенности орешника, а также полным отсутствием с самого начала бука. Если бы речь шла о более поздней фазе, то эти элементы, которые должны были бы расти все же значительно ближе к болоту, чем хвойные, были бы, конечно, более массивно представлены в пыльцевом осадке, чем хвойные, как мы это видели и в Крайовице.

С другой стороны, если бы речь шла о следовавшем за пребореалом теплом послеледниковом периоде, мы должны были бы, в случае избыточной представленности хвойных, найти больше пыльцы ели (*Picea*), чем сосны, так как известно, что в этот период происходило максимальное развитие карпатских еловых лесов, тогда как сосняки распылились в виде реликтовых островков, приютившихся на скалах и в болотах.

Только сосновый стланец, росший в очень отдаленной от долины Тиссы, нынешней Альпийской зоне, мог бы дать сосновую пыльцу для бервенского торфа. Пыльцы, происходившей, возможно, из этого источника, могло быть лишь очень мало.

Мы не можем также думать, что избыточная представленность сосны происходит вследствие того, что она росла в массовом количестве на самом болоте. Известно, что на болотах, к тому же торфяного типа, как Эчедя, сосна не растет. Исследованный торф не содержит

даже остатков сосны. Лишь в образце № 2 мы обнаружили древесную ткань хвойных, которая, однако, могла происходить и от можжевельника *(Juniperus)*.

В случае сильного разложения пыльцевых отложений в торфе, следовательно, как раз в случае торфа из Бервени, при трактовке следует учитывать и неодинаковую устойчивость различных видов пыльцы к действию разрушающих факторов. По этой причине сохранение пыльцы происходит избирательно, а полученная диаграмма не отражает действительности. Разрушение и избирательное сохранение происходит, как правило, в пользу пыльцы хвойных пород, более крупной и более устойчивой.

Весьма возможно, что и в бервенском торфе хвойные представлены избирательно и избыточно, однако в незначительной степени. В противном случае не только сосна, *но и, в особенности, ель должны были бы иметь чрезмерные показатели,* потому что именно в фазе, следующей за пребореалом, ель встречалась гораздо чаще, чем сосна.

Все эти указания убеждают нас в том, что образование торфа началось еще в пребореале, то есть еще в фазе сосновых лесов. Фаза эта не представлена с самого ее начала, на что указывает значительный уже с самого начала процент содержания *Picea.* Следует отметить, однако, как явление, мало обычное для этой эпохи, слабое, но достоверное присутствие пихты *(Abies)*.

В то время как торф продолжал откладываться, леса все время оставались далеко от болота, эволюционируя к фазе хвойных с лиственными, в которой начинают выделяться довольно сильно, *но отнюдь не преимущественно элементы смешанных дубняков и орешника и в меньшей степени граба и бука.* Сосна до конца остается в относительном большинстве.

Сравнивая лесную эволюцию в Бервени с послеледниковыми фазами карпатских лесов и критически разбирая поленаналитическую таблицу, а также процесс образования торфа, мы приходим к следующим выводам:

1. Наиболее древней лесной фазой в Бервени, доказываемой анализом пыльцы из торфа, является *фаза сосняков более позднего климатического периода пребореала,* когда ель уже начала выдвигаться, а выдвижение лиственных было еще слишком незначительно.

2. Вторая фаза перехода от сосны к ели выявляет начало более теплого послеледникового периода повышенным распространением ели и лиственных, в особенности дуба в смеси с орешником.

3. В течение этого сравнительно короткого промежутка времени, в начале послеледникового периода, заболачивание в Эчедя *происходило в местности, лишенной леса.* Окружающая степь, по-видимому, стала еще более ярко выраженной к концу периода, в течение которого происходило осаждение исследуемого торфа. Действительно, к концу количество пыльцы недревесных видов несоразмерно повышается. Однако это необычайное увеличение вызывается не злаковыми, а типом пыльцы гвоздичных. В этом случае мы не уверены, была ли занесена эта пыльца травянистых растений из окружающей степи, или

Таблиц

Берве

№№ пп.	Глубина (см)	pH	*Picea*	*Pinus*	*Abies*	*Fagus*	*Carpinus*	*Betula*	*Alnus*	*Quercus*	*Tilia*	*Ulmus*	*Quercetum mixtum*	*Salix*	*Corylus*	Плотность	*Composeae*	*Polygonum*	*Umbelliferae*	*Cyperaceae*	*Gramineae*	*Caryophyllaceae*
1	10	5,80	24	30	1	7	2	3	5	19	—	2	21	7	6	25,0	8	—	—	3	5	12
2	20	6,20	20	40	3	1	1	—	22	5	2	1	8	5	18	4,4	12	—	—	—	—	1
3	30	6,10	12	31	1	4	3	6	8	16	1	1	18	17	6	22,0	—	2	—	—	5	
4	40	6,30	31	53	2	?	—	1	2	6	4	—	10	1	2	5,5	—	—	2	—	1	1
5	50	6,60	27	63	3	—	—	—	—	5	1	?	6	1	?	5,0	1	—	—	—	—	
6	55	4,90																				

Diatomeae

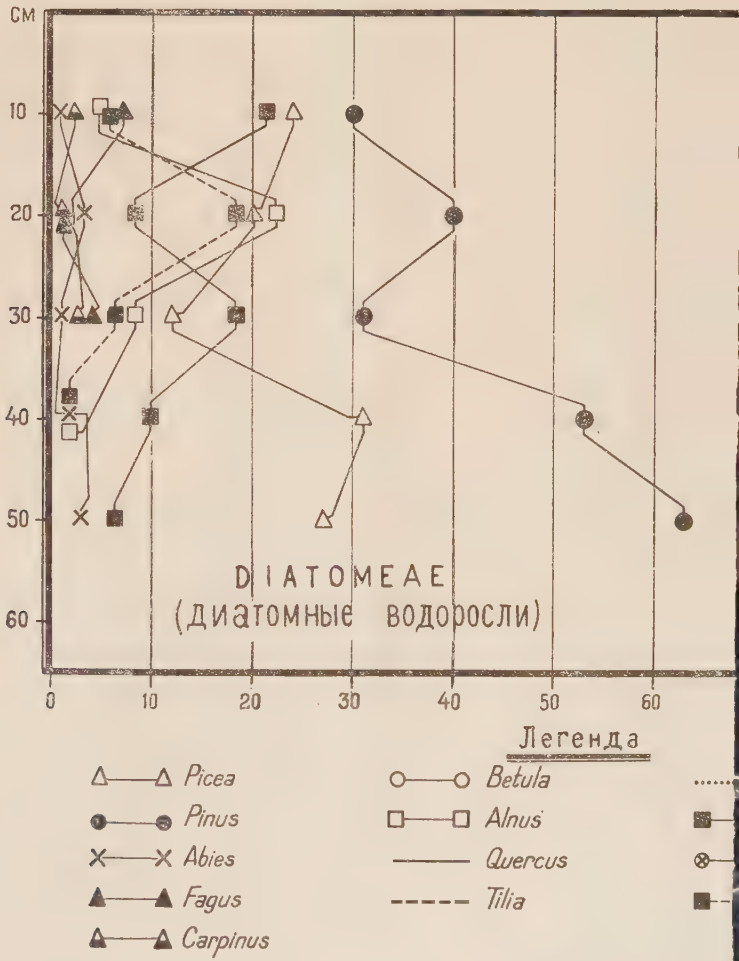
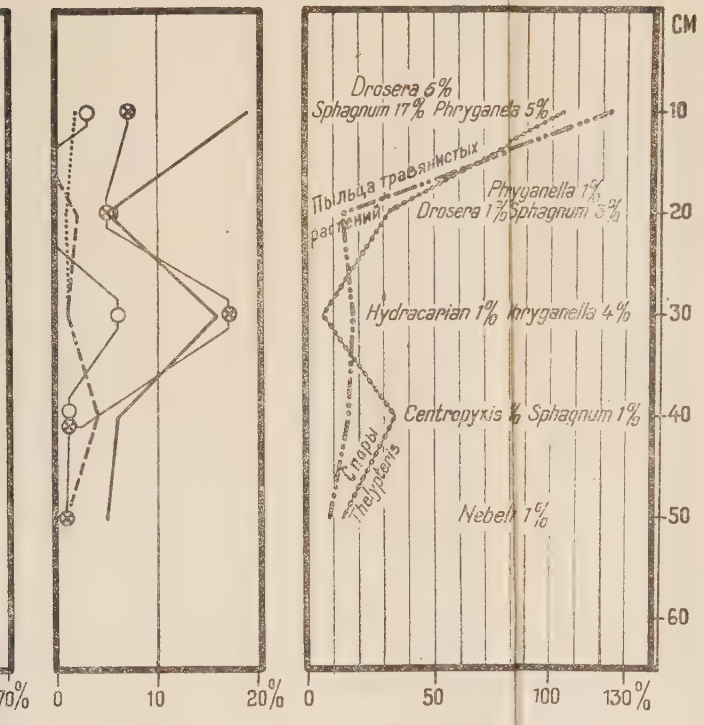


Рис. 5. — Диаграмм

и

	Pirolaceae	*Typha*	*Drosera*	*Veronica*	Пыльца не-деревьев	*Thelypteris*	Спорангии папоротников	*Lycopodium*	Грибы	*Sphagnum* (листья)	Листья мха	*Rhabdocelis*	*Diatomeae*	Корешки *Carex*	*Cyperaceae* ткани	Древесина хвойных	*Arcella*	*Difflugia*	*Phryganella*	*Bullinula*	*Centropyxis*	*Nebella*	*Hydrocarion*
	1	—	5	—	135	107	4	1	9	17	—	2			24	—	7	3	5	—	—	—	—
	—	—	1	—	14	31	1	—	2	3	—	5	много-гие	много-гие	12	1	1	1	1	—	—	—	—
	—	—	—	1	17	7	—	1	—	—	—	2			—	—	3	—	4	—	—	—	1
	—	—	—	—	16	34	1	—	35	1	—	7			—	—	—	1	—	—	1	—	—
	—	—	—	—	7	11	—	1	—		1	4			1	—	—	—	—	—	—	1	—



..... *Ulmus*

Quercetum mixtum

Salix

Corylus

пыльцы из Бервени.

она происходит от растений этого типа пыльцы, росших в плотных ценозах на самом болоте.

4. На каком расстоянии от болота и в каком морфологическом комплексе находились ближайшие леса? Дать ответ не легко. К югу и юго-востоку от Бервени, приблизительно в 60 км по прямой линии и в 70 км на северо-восток, начинаются холмы, постепенно переходящие в горные массивы. Будет справедливо предположить, что на последнем этапе пребореала хвойные леса занимали спускающиеся к долине Тиссы холмистые склоны, а по их краям росли рощи лиственных. Позже, когда пребореал уступил место послеледниковому теплу, хвойные поднялись в горы, а лиственные и, в частности, смешанные дубняки заняли холмы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Бервени и впадина р. Красны являются не только пограничными пунктами между двумя странами, но и передовыми точками на равнине, главная часть которой находится в Венгерской НР и на которой бурно развертывалась история четвертичного периода. В последнее время эту область изучали наши венгерские коллеги как с палинологической точки зрения, так и, в особенности, в геоморфологическом отношении. Исследования, производившиеся до сих пор по обе стороны границы, проводились, однако, совершенно независимо друг от друга, и мы думаем, что по этой причине результаты и толкование следует сравнить; в дальнейшем исследования будут тем более плодотворны, чем они будут более согласованы. Настоящая работа и ее обсуждение могут послужить исходным пунктом в этой новой кампании проверки и исследований.

Анализы пыльцы и реликтовая флора болот. Мы подчеркнули, что огромное болото Эчедя исчезло раньше, чем были подробно изучены его флора и биоценезы. Но даже оставшиеся от прошлых столетий краткие флористические заметки заставляют нас подозревать, что среди растений этого болота могли сохраниться ледниковые реликты. Это предположение подтверждается и сравнительно значительным возрастом торфа. Как мы уже видели, торф начал образовываться в период, когда климатические признаки последнего оледенения сравнительно смягчились, но не в такой степени, чтобы вызвать гибель болотных растений и животных ледникового типа. Образовавшийся торфяной слой продолжал расти с тех пор до осушения специфической для торфяной растительности почвы. В течение теплого послеледникового периода ледниковый характер этой растительности непрерывно утрачивал свои особенности, однако прямая ледниковая наследственность позволила все же сохранить с помощью торфяной холодной почвы некоторые реликты. Из ранее отмеченных упоминаем вид *Carex dioica* или даже *Betula pubescens*; мы думаем, однако, что в конце прошлого столетия они были более многочисленны и характерны, тем более, что в столь обширном болоте могли быть участки и более древнего торфа, чем торф в Бервени. Это предположение становится вполне правдоподобным, если вспомнить о торфе в 1,5 м толщиной, упомянутом некоторыми авторами и, в частности, Шюмеги

и находящемся в центральной части бассейна реки Красна, расположенной на венгерской территории [40]. Борши сообщает, однако, в одной из последних работ, что торф в этой части не годится для полен-аналитических исследований [4], нам же он сказал, что в собранном им материале пыльцы не имеется.

Зато болото Эчедя могло дополнительно поглотить и ледниковые реликты других болот, столь же древних или даже более древних, расположенных в соседних районах. Наиболее характерным из них является болото Баторлигет, находящееся на границе села Ниирбатор, всего лишь в 25—30 км от западного края бассейна р. Красна. Тусон также установил реликтовый характер флоры этого болота [45], которое позже много исследовалось с флористической и биоценозной точки зрения (см. работы Рапайча [35] и Зоо [38], касающиеся Баторлигета). Из реликтов ледникового типа этого болота упоминаем следующие: *Calamagrostis neglecta*, *Carex appropinquata*, *Betula pubescens*, *Trollius europaeus*, *Comarum palustre*, *Angelica palustris*, *Peucedanum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Senecio paludosus*, *Ligularia sibirica*.

Анализ пыльцы из Баторлигета, произведенный Чинади, показывает, что впадина, в которой расположено болото, относится к концу плейстоцена, тогда как содержащие органогены отложения, как например ил и сапропелевый торф, немного новее [11]. За исключением коротких перерывов, в основном, в пыльцевых отложениях Баторлигета господствует сосна. Однако Чинади считает, что некоторые отложения, в которых сосна имеет абсолютное господство и которые более или менее аналогичны с отложениями, находящимися в основании нашего торфа из Эчедя, относятся к более поздней фазе дуба, а не к фазе сосны, как мы это считали в настоящем сообщении. Кроме уже изложенных в работе аргументов, мы думаем, что реликтовая флора Баторлигета сама является аргументом, доказывающим древность торфа. Такую флору можно объяснить лишь в том случае, если допустить существование продолжительного заболачивания, происшедшего — как, по нашему мнению, это случилось и в Эчедя — при климатических условиях, близких к условиям последнего оледенения.

ПРОБЛЕМА СТЕПИ И ЛЕСА

Подходя критически к результатам анализа пыльцы из Бервени, мы установили, что в конце пребореала и в начале теплого послеледникового периода в окрестностях впадины р. Красны не существовало лесов на площади, которую еще трудно определить. В противоположность Крайовице, местность в большой излучине Сомеша и Тиссы является древней степью, существовавшей уже давно, еще с начала послеледникового периода, в течение которого наиболее ксерофильные элементы степи, становившиеся все более и более термофильными, имели возможность свободно распространяться на просторной, простирающейся к западу равнине.

К концу образования торфа лес еще не поселился в окрестностях; даже напротив, по-видимому, степь стала еще более суровой. Вследствие

такого положения вещей группы наших смешанных дубняков, растущих вблизи нашей западной границы, в частности, начиная от линии Карей — Сату-Маре, являются еще молодыми и поселились там, вероятно, в период окончания теплого послеледникового времени.

ПРОБЛЕМА ВПАДИНЫ Р. КРАСНА

Болото Эчедя образовалось в широкой и мелкой впадине р. Красна, занимающей площадь около 432 кв. км [13]. Ее происхождение объяснялось двумя основными теориями.

По Чирбуси [13], этот бассейн образовался вследствие разлитий и повторной и односторонней кольматации Сомеша, в результате которых его левый берег становился все выше и образовал, в конце концов, барьер ; последний вместе с плато Ниирзег образовал возвышенные края широкой, замыкаемой ими впадины. К этой-то впадине и направились затем медленные воды Красны, образуя озера и болота. В основании новых образований бассейна находятся аллювиальные пласты, а ниже — «дилювиальная глина».

Другая теория предполагает тектоническое происхождение этого бассейна ; первым, защищавшим эту теорию, был, насколько нам известно, зоолог Ловасси [26]. Недавно она была доказана Шюмеги на основании многочисленных и подробных зондажей [40]. Он находит, что с начала верхнего паннония как равнина Ниирсега, так и равнина Сату-Маре непрерывно опускаются, а именно : бассейн Красны опустился в «древнем голоцене», увлекши за собой Красну и Сомеш, отложивших после этого слои речного песка, которые Шюмеги обнаружил в Бервени под нынешней почвой между горизонтами 5,5 и 15 м. Их верхние залежи, как например голубовато-серая глина (между 2,5 и 5,6 м в Бервени), потом желтая (между 1—2,5 м в Бервени) и, наконец, сапропелевый торф и торф, по мнению Шюмеги, отложились в «более позднем голоцене».

Эта теория, несомненно, подтверждается и геоморфологическими исследованиями, произведенными по всей долине р. Тиссы, как Шюмеги, так и, в особенности, географами из Дебрецина (Кадаром, Чинади, Борши), установившими общие четвертичные опускания низменности Тиссы, Сомеша и Бодрога. Возраст опусканий и последующих отложений определялся, между прочим, и анализом пыльцы некоторых отложений, произведенным Чинади [11] и супругами Борши [5]. Согласно этим исследованиям, в конце плейстоцена верхнее течение Тиссы, Сомеш и, в особенности, все правые притоки Тиссы направлялись приблизительно с севера на юг. Вследствие провала, образовавшегося на восточной окраине Ниирсега, в конце плейстоцена и в начале голоцена, равнина Берег—Сату-Маре постепенно опускалась с некоторым наклоном к северу. Вследствие этого течение рек коренным образом изменилось и в конце концов приобрело нынешнее очертание [3] и [4].

Указанные более новые обследования касаются лишь косвенно бассейна Красны, но выводы, сделанные на основании изменений, происшедших севернее и восточнее, были распространены и на этот бас-

сейн ; в основном была принята хронология Шюмеги, но опровергнуто его первое мнение, согласно которому Сомеш пересекал когда-то бассейн Красны. Борши считает, что в конце периода *Pinus-Betula* именно район Эчедя опустился больше соседних, что создало благоприятные для заболачивания условия. Глина же, сапропелевый торф и торф, по мнению Борши, более позднего происхождения, т. е. времени теплого послеледникового периода («возраста дуба» или даже «1-го возраста бука») [4].

Наши исследования в Бервени вполне подтверждают тектоническую теорию. Мы считаем, однако, что бассейн Красны относится не к «древнему голоцену», а еще к концу плейстоцена ; отложения же под торфом и под подстилающим его слоем мы также считаем более древними, чем их считают наши коллеги-венгры.

Известно, что палинологическая граница между плейстоценом и голоценом колеблется в зависимости от автора. Фирбас в монументальной работе, являющейся синтезом эволюции лесной растительности в Центральной Европе, ограниченной с севера Альпами и на востоке бассейном Вены [16], устанавливает в качестве границы между плейстоценом и голоценом (= послеледниковым периодом) начало так называемой «IV фазы», характеризующейся, кроме господства сосны и березы, еще слабым, но «регулярным» наличием пыльцы орешника и смешанных дубняков, что означает начало теплого времени („*Vorwärmezeit*“ = пребореал). Время : 8500 — 8700 лет тому назад.

Цитируемые нами коллеги-венгры приняли схему Фирбаса (3 плейстоценовые фазы и 7 голоценовых) в отношении хронологии эволюции равнины Тиссы. Мы думаем, однако, что по крайней мере в отношении наших периодов сосны, параллелизм не может быть точным. В области Восточных Карпат, в широком смысле слова, сохранились леса, в виде сосняков и в течение последнего оледенения, в то время как Центральная Европа представляла собой арктическую и даже ледниковую зону. Таким образом, наши сосновые леса древнее первых аналогичных лесов Центральной Европы, а наши сосняки с проникшими в них элементами смешанных дубняков также древнее, чем подобные им сосняки в Центральной Европе. В настоящий момент мы не можем дать более точную синхронизацию ; все же полученные до сих пор результаты подтверждают эту точку зрения, а следовательно, и отнесение времени образования бервенской впадины к плейстоцену.

Как нами установлено, торф в Бервени начал отлагаться еще во времена пребореала ; следовательно, мы можем считать, что расположенный под ним толстый слой сапропелевого ила (торфа) был отложен не во времена «нового голоцена», а по крайней мере в «древнем голоцене», причем глина под ним может быть и еще древнее.

Эти различные виды толкования еще в большей мере указывают на необходимость более тесного и более активного сотрудничества и обмена мнений между исследователями указанных соседних стран, в особенности по обсуждавшимся здесь вопросам, непосредственно и в одинаковой степени интересующим как одних, так и других.

ВЫВОДЫ

Была восстановлена флора и произведен макростратиграфический анализ двух равнинных эвтрофных болот: *Балта Крайовицей* и *Эчедя*.

I. В *Крайовице* торф начал образовываться во время полного развития послеледникового периода и продолжает медленно отлагаться и до нынешнего времени.

Он отражает 3 основные лесные фазы:

1. *Фазу смешанного дубняка с орешником,* современную фазе ельников с дубом и орешником в среднем и верхнем горных ярусах. 2. *Фазу дубняков с липовыми лесами и грабом,* современную восточнокарпатской фазе граба. 3. *Фазу дубняка с буком,* современную фазе бука в горном ярусе. Смешанные дубняки господствуют во всех трех фазах.

Пыльцевые отложения в последних образцах указывают на массовое обезлесение в близкое к нам время.

Критическая трактовка результатов показывает, что в теплое послеледниковое время леса не были расположены далеко от болота, в окрестностях же нынешней Крайовы преобладала скорее лесостепь, чем собственно степь. Весьма возможно, что лиственные породы находили больше убежищ в ледниковый период, в амфитеатре, замкнутом на западе огромной горной Карпато-Балканской дугой, чем в другом месте. Из них в начале послеледникового периода быстро развились мощные дубовые леса, которые могли значительно лучше устоять против степного климата, чем растительные формации к востоку от Олта. В этом благоприятном для смешанного дубняка амфитеатре в теплый послеледниковый период больше развилась лесостепь, чем степь.

Дубовые леса нынешней зоны их распространения являются древними, послеледниковыми; однако их границы сильно колебались. Дубовые леса, расположенные в прикарпатской низменности Олтении, являются реликтами, относящимися к эпохе первого послеледникового распространения дуба.

Бук является более новым субатлантическим проникновением в окрестностях Крайовы. Анализ пыльцы не может дать нам конкретных указаний относительно возможного передвижения термофильных древесных пород в исследуемой области.

Впадина Крайовицы послеледникового происхождения, она образовалась, по-видимому, из одного из сухих рукавов реки Жиу.

II. В *Бервени,* на пространстве бывшего «болота Эчедя» (бассейн р. Красна), торф полностью отложился в первой половине послеледникового периода (в позднем пребореале).

Можно различить позднюю фазу сосновых лесов со сравнительно большим количеством ели, за которой следовала переходная фаза сосны и ели, где еще умеренно развиваются лиственные, в частности, элементы смешанного дубняка.

Микростратиграфическая статистика свидетельствует о существовании степи в окрестностях болота в этот период.

Таким образом, в этом конце равнины Тиссы степь является очень древней, с большим прошлым, а дубняки, растущие в районе линии Карей—Сату-Маре, сравнительно недавнего происхождения и относятся, вероятно, ко времени упадка теплого послеледникового периода.

Настоящий анализ подтверждает и дополняет теорию тектонического происхождения впадины р. Красна, защищаемую новейшими венгерскими географами, изучавшими геоморфологию северо-востока венгерской низменности. Однако он указывает, что впадина р. Красна, по-видимому, образовалась в течение плейстоцена, тогда как торф относится к древнему голоцену; под ним находятся еще отложения более поздние, чем образование впадины.

Столь древний торф, а следовательно, и столь древнее болото, могли сохранить до последнего времени интересные ледниковые реликты, тем более что они могли возобновляться из другого, расположенного недалеко от Эчедя и теперь еще существующего болота (Баторлигет), реликтовая флора которого хорошо известна.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Flora Republicii Populare Romîne*, Bucureşti, 1952, vol. I; 1953, vol. II; 1955,vol. III.
2. V. Bogdan, *Balta Eced.*, Carei, 1937.
3. Z. Borsy, *A Bodrogköz felszínének kialakulása*, Földrajzi Értesitö, Budapest, 1952, **2**, *3*, 409—418.
4. — *Geomorfologiai vizsgálatok a bereg-szatmári síkságon*, Földrajzi Értesitö, Budapest, 1954, **3**, *2*, 270—279.
5. — *Pollenanalitikai vizsgálatok a Nyirség északi részében*, Debreczen, 1955.
6. A. Borza, *Conspectus Florae Romaniae*, 1947.
7. — *Die Vegetation und Flora Rumäniens*, Guide de la sixième Excursion Phytogéographique Internationale, Cluj, 1931.
8. D. Brîndză, *Prodromul Florei Romîne*, 1879—1883.
9. A. Buia, A. Mihăilă-Popescu, *Contribuţii la Flora regiunii Craiova*, Bul. Ştiinţ. Acad. R.P.R. Secţ. de şt. biol., agronom., geol. şi geogr., 1952, *4*, *3*, 519—536.
10. P. Cernjavski, *Pollenanalytische Untersuchungen der Sedimente des Vlasinamoores in Serbien*, Beihefte zum botanischen Zentralblatt, 1937, **56**, B., 229—324.
11. G. Csinády, *A bátorligeti láp története a pollenanalizis tükrében*, Földrajzi Értesitö, Budapest, 1954, **3**, *4*, 684—691.
12. G. Czirbusz, *Láplökés az Ecsedi lápon*, Földrajzi Közlemények, 1894, **22**, 225—228.
13. — *Az Ecsedi láp lecsapolása*, Földrajzi Közlemények, 1899, **27**, 99—122.
14. P. Enculescu, *Zonele de vegetaţie lemnoasă din Romînia*, Mem. Inst. Geol. Rom., 1924. **1**.
15. L. Fekete, T. Blattny, *Az erdészeti jelentösegü fák és cserjék elterjedése a magyar állam területén*, 1913, **1**.
16. F. Firbas, *Waldgeschichte Mitteleuropas*, Jena, 1949, T. I; 1952, T. II.
17. K. Géresi, *Az Ecsedi láp. Az Osztrák-magyar monarchia irásban és képben*, Budapest, **2**, вып. XII, 372—378.
18. E. Gombócz, *Diaria itinerum Pauli Kitaibelii*, Budapest, 1945, T. 1.
19. D. Grecescu, *Conspectul Florei Romîniei*, Bucureşti, 1898.

20. V. Güll, A. Liffa, I. Timkó, *Az Ecsedi láp agrogeologiai viszonyai*, A.m.k. Földtani Intézet Évkönyvei, 1902—1905, **14**, 252—299.

21. O. Herman, *A magyar halászat könyve*, 1887, T. 1.

22. C. Ioan, *Indicele de ariditate din Romînia*, Bul. lunar al Inst. Meteorologic central al Romîniei, 1928, **9**, 73—79.

23. A. Kánitz, *Reliquiae Kitaibelianae*, Verhandlungen der k. k. Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, 1863, **3** и **4**, 57—118.

24. A. Kerner, *Vegetationsverhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens*, Österreichische Botanische Zeitschrift, 1867, **17**; 1879, **29**.

25. G. László, *Die Torfmoore und ihre Vorkommen in Ungarn*, Publikationen der Kgl. ungar. Geologischen Reichsanstalt, 1916.

26. S. Lovassy, *Az Ecsedi láp és madárvilága fennállása utolsó évtizedeiben*, Budapest, 1931.

27. E. I. Nyárády, *Dare de seamă despre excursiunea botanică făcută în județul Dolju în anul 1929*, Scrisul Romînesc, Craiova, 1931.

28. A. Pokorny, *Beitrag zur Flora des ungarischen Tieflandes*, Verhandlungen der k.k. Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, 1860, **10**, 283—290.

29. — *Die Vegetationsformen des ungarischen Tieflandes*, Bonplandia, 1860, **8**, 151—153, 182—185, 192—195.

30. E. Pop, *Contribuțiuni la istoria vegetației cvaternare din Transilvania*, Bul. Grăd. Bot. și al Muz. Bot. Univ. Cluj, 1932, **12**, 29—102.

31. — *Contribuții la istoria pădurilor din nordul Transilvaniei*, Bul. Grăd. Bot. și al Muz. Bot. Univ. Cluj, 1942, **22**, 101—177.

32. — *Faza pinului din Bazinul Bilborului, jud. Ciuc*, Bul. Grăd. Bot. și al Muz. Bot. Univ. Cluj, 1943, **23**, 97—116.

33. — *Cercetări privitoare la pădurile diluviale din Transilvania*, Bul. Grăd. Bot. și al Muz. Bot. Univ. Cluj, 1945, **25**, 1—92.

34. I. Popescu-Voitești, *Evoluția geografico-paleogeografică a pămîntului romînesc*, Revista Muzeului geologico-mineralogic al Univ. Cluj, 1932, **5**, *2*.

35. R. Rapaics, *A Nyirség növényföldrajza*, A debreczeni Tisza István Tudományos Társaság honismertetö Bizottságának Közleményei, 1925, **1**, 75—115.

36. D. R. Rusescu, *Chestiunea împăduririlor artificiale în Romînia*, București, 1907, ed. 2.

37. Traian Săvulescu, *Der biogeographische Raum Rumäniens*, Annales de la Faculté d'Agronomie de Bucarest, 1939—1940, **1**, 283—330.

38. R. Soó, *La végétation de Bátorliget*, Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, 1955, **1**, 301—334.

39. N. Stojanoff, T. Georgieff, *Pollenanalytische Untersuchungen auf den Vitošagebirge*, Spis na Blgars. Akad. na nauk, 1934, **47**.

40. J. Sümeghy, *Földtani adatok az Ervölgyéből és környékéről*, A. m. állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1941—42 évekről, 1950, **2**, 165—183.

41. — *A. Tiszántul*, Magyar tájak földtani leirása, Budapest, 1944, T. 6 (по Borsy).

42. L. Száll, *Az ecsedi láp 1903 évi öszi égése s hatása a tözegtalajra*, Kisérletügyi Közlemények, 1904, **7**, 218—225.

43. I. Timkó, *Az Ecsedi láp*, Földrajzi Közlemények, 1904, **32**, 369—381.

44. — *Az Ecsedi láp*, Uránia, Budapest, 1904, **5**, 121—25.

45. J. Tuzson, *Adatok a magyar Alföld öskori növényzetének ismeretéhez*, Matematikai és Természettudomány Értesitö, 1929, **46**, 442—457.

46. G. Vîlsan, *Cîmpia Romînă, Contribuțiuni de geografie fizică*, București, 1915.

47. B. Zólyomi, *Magyarország növenytakarójának fejlödéstörténete az utolsó jégorszaktól*, A magyar Tudományos Akadémia Biologiai Osztályának Közleményei, Budapest, 1952, **1**, *4*, 491—544.

Доложено на заседании 4 июля 1956 г.

ON TRANSPIRATION DURING DAYTIME AND DURING THE VEGETATION PERIOD AND ON THE ECONOMIC COEFFICIENT OF TRANSPIRATION FOR CERTAIN CEREALS

NOTE III

BY

N. SĂLĂGEANU

CORRESPONDING MEMBER OF THE ACADEMY
OF THE RUMANIAN PEOPLE'S REPUBLIC

and

C. TAŞCĂ

INTRODUCTION

During the summer of 1956 we continued our researches concerning the intensity of transpiration during the daytime and during the vegetation period of some autumn cereals, namely : "Tg. Frumos 16", "Cenad 117", "Odvoş 241", "Bankut 1201" , "A 15" and "Bărăgan 77" wheat and of some species of spring cereals, namely : "Cenad 88", "Tg. Frumos 9", "ICAR 878" oats ; "Cluj 123", "Tg. Frumos 240" two-rowed barley and "Cenad 396" barley. These researches were the completion of those carried out during the summer of 1954 and 1955. They were justified by the important part played by the water regimen of the plants in the phenomenon of metabolism, growth and development, as well as by the dependence of the crop on the water regimen.

RESEARCH METHOD

We used for our determinations the method of L. A. Ivanov, which consists of successive weighings of the plants, at short time intervals. This procedure was described in our previous study [9]. The determination

was effected at the Moara Domnească Experimental Station of the Institute for Agricultural Researches. The plants were cultivated under good agrotechnical conditions, the soil having been fertilized with N, P and K, before sowing. The soil of this station is of the chestnut-brown forest variety.

The intensity of transpiration during daytime

The intensity of transpiration was observed at different hours of the day, from 7.30 to 19.00, at intervals of approximately 2 hours. For the studied species of wheat and two-rowed barley, we observed the

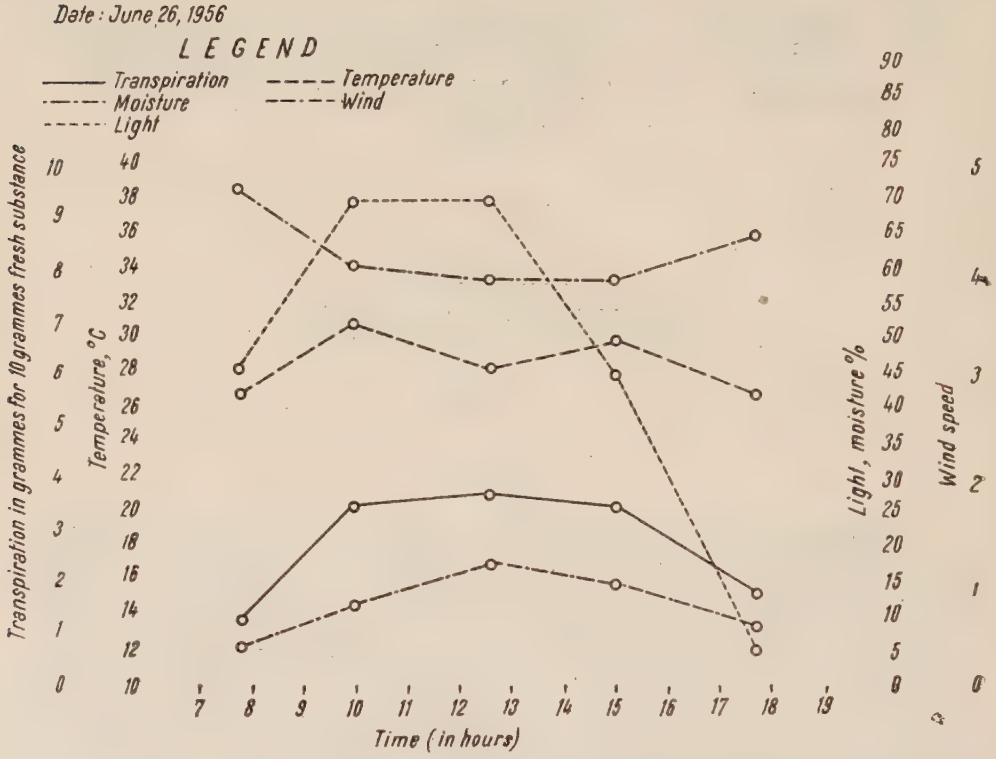


Fig. 1. — Intensity of transpiration for "Cenad 117" wheat.

phenomenon 5 days running and for the oats species during 6 days. For the autumn cereals the studies were effected between May 20 and June 26 and for the spring cereals between June 15 and July 17. At the same time, we followed the intensity of light with the help of a lux-meter with photoelectric cell; the air moisture was determined with a thread-hygrometer and the speed of air currents with an anemometer.

In the present paper we only describe three out of the total of 63 graphics obtained, concerning the development of the intensity of transpiration during daytime.

Figure 1 represents the intensity of transpiration for the "Cenad 117" wheat, on June 26, 1956. The transpiration grew in intensity from morning until noon, then it decreased towards evening. On the same day, the intensity of light also increased until noon, after which its decrease was observed. Air temperature increased till 10.00 in the morning, after which it slightly decreased, then increased again till 15.00, when it began to drop anew. As to the speed of air currents, an increase was noticed until noon, after which a decrease followed towards the evening. On this

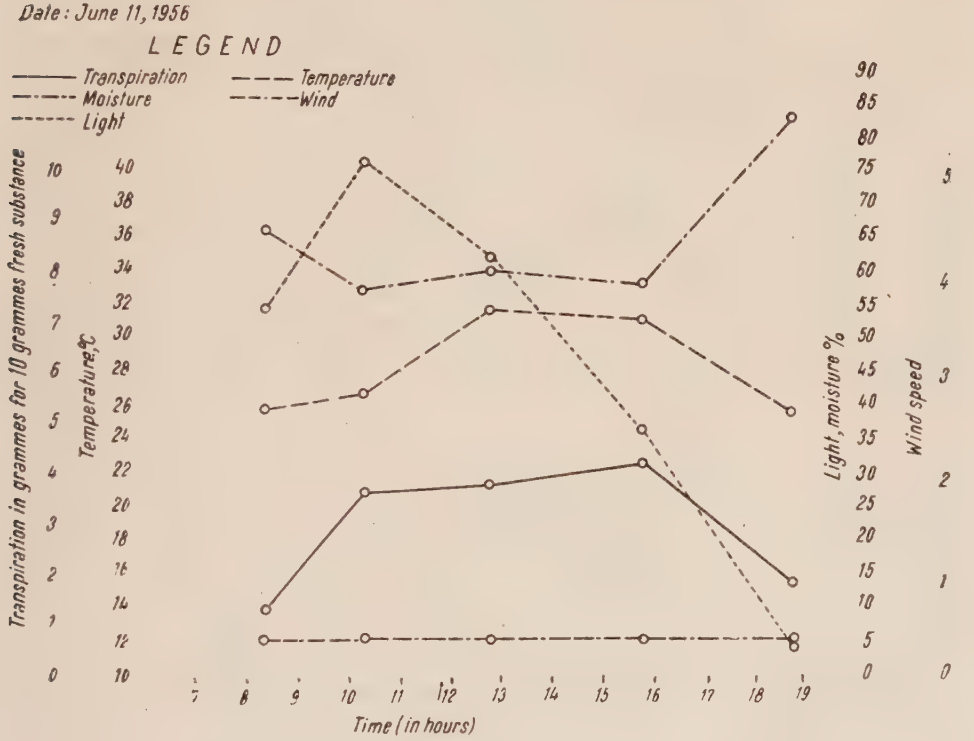


Fig. 2. — Intensity of transpiration for "A 15" wheat.

day the intensity of transpiration generally followed a parallel path to that of all the factors of the studied surrounding medium, with a single exception concerning the action of temperature at 12.30.

Figure 2 represents the intensity of transpiration on June 11, 1956 for "A 15" wheat. The studied phenomenon grew in intensity until 16.00, after which a decrease took place. On this day the phenomenon was chiefly

influenced by temperature and air moisture. Figure 2 shows the parallel development of the intensity of transpiration and of air temperature and the opposite development of the intensity of transpiration and of the relative air moisture. On this day, the light influenced the intensity of transpiration only in the morning and towards the evening. Between 10.30 and 15.30, the intensity of light faded considerably, so that it did not exert any noticeable influence upon the intensity of transpiration. That day was almost windless.

Figure 3 represents the intensity of transpiration for the "Tg. Frumos 9" oats, on July 2, 1952. The transpiration gradually grew in intensity

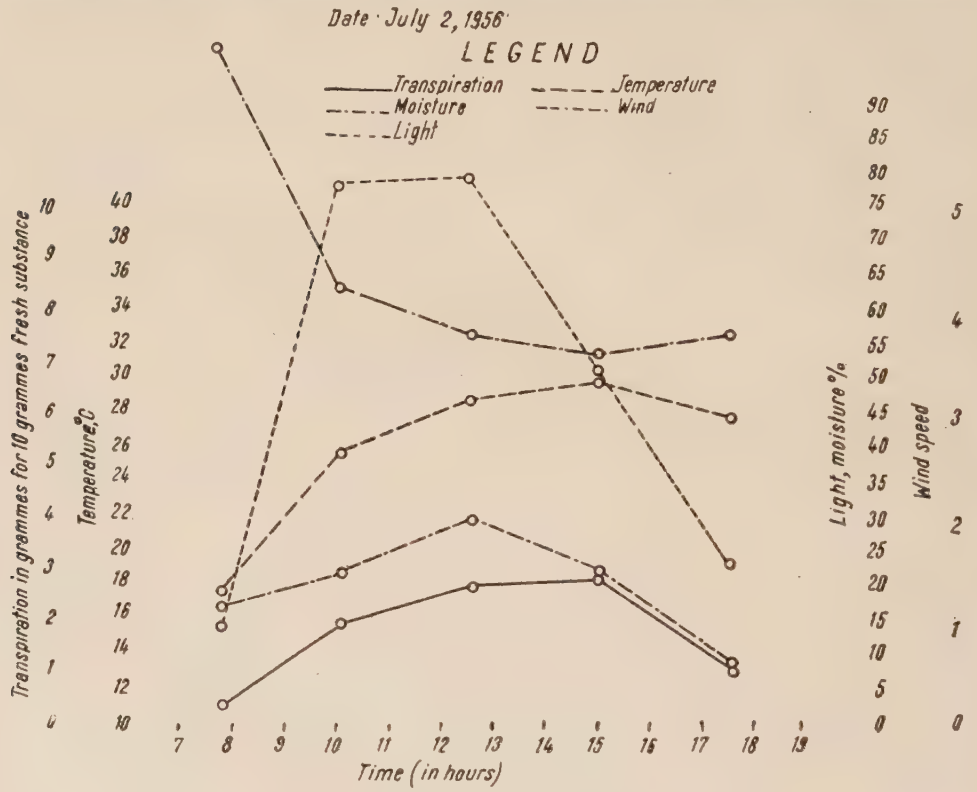


Fig. 3. — Intensity of transpiration for "Tg. Frumos 9" oats.

until 15.00, then it decreased. It followed a parallel path to that of air temperature and an inverse one to the relative moisture of the air. The development of the intensity of transpiration is also approximately parallel to the light, as well as to the speed of air currents. In this respect, there was a single exception at 15.00, when the intensity of light and the speed of air currents were decreasing, whereas the intensity of transpiration was still slightly increasing.

Table 1 represents the intensity of transpiration during daytime, as influenced by the studied factors of the surrounding medium. In 58 cases the intensity of transpiration can be related to 1, 2, 3 or to all the 4 studied factors of the surrounding medium. There were only 5 cases, for the "Odvoș 241", "Bankut 1201" and "Bărăgan 77" wheat species, where the development of the intensity of transpiration during the day could not be related to any of the 4 studied factors of the surrounding medium.

Analysing the separate or combined action of the studied factors on the development of the intensity of transpiration during daytime, we obtained the results shown in table 2. In most cases, namely 29, the development of the intensity of transpiration was determined by all the 4 studied factors : by the intensity of light, by the air moisture, by the air temperature and by the speed of the air currents. In 19 cases the intensity of transpiration during daytime was dependent on the intensity of light, on air moisture and on air temperature. The development of the intensity of transpiration was more seldom determined only by one of the studied factors. Thus, for instance, the speed of air currents played a major part on 4 days, the air temperature on one day, while the light and the air moisture taken singly did not determine on any day the development of the intensity of transpiration. The association of two of the studied factors of the surrounding medium, also had but a weak effect on the development of the intensity of transpiration. For instance : light and air moisture only played a major part on 2 days, light and the speed of air currents on 2 days, moisture and air temperature only on one day. The other factors taken two by two such as : light and temperature, moisture and speed of air currents, temperature and speed of air currents, have not played on any day a major part in the development of the intensity of transpiration.

During 1956, as well as in the course of the preceding years, we could not establish, in the great majority of cases, a dependency of the intensity of transpiration during daytime on the influence of any single factor of the surrounding medium. From this point of view, our data do not agree with those of F. D. Skazkin and M. V. Uspenskaia [11] or with those of P. S. Kuzin [4] and D. I. Sashko [10], who established a parallelism between the intensity of transpiration and the deficiency of water values in the air. In our determination, the wind generally played but a small part in the intensity of transpiration during daytime. In this respect, our results agree with those of L. Briggs and H. Shantz [1] and of V. P. Popov [6].

On most of the days, namely 36, the maximum intensity of transpiration occurred at noon, as evidenced by table 3. The maximum value of the intensity of transpiration at midday was obtained in the researches of L. Briggs and H. Shantz [1] and of N. A. Maximov.

There were less cases, namely 7, when the maximum intensity of transpiration occurred before noon and 12 cases when the intensity of transpiration reached a maximum in the afternoon. In the course of 6 days, 2 maxima were observed in the development of the intensity of

Table 1

Intensity of transpiration during daytime, in function of the following external factors : light, air moisture, air temperature and wind speed

Plant	Light intensity	Relative air moisture	Air temperature	Wind speed	Depending on no factors
"Tg. Frumos 16" wheat	May 21, May 29, June 11, June 19, June 26,	May 21, May 29, June 11, June 19, June 26	May 21, May 29, June 11, June 19, June 26	May 21, May 29	
"Cenad 117" ,,	May 21, June 11, June 19, June 26	May 21, June 11, June 19, June 26	May 21, June 11, June 19, June 26	May 21, May 29, June 19, June 26	
"Odvoș 241" ,,	May 29, June 19, June 26	May 29, June 19, June 26	May 29, June 11, June 19, June 29	May 29, June 19, June 26	May 21
"Bankut 1201" ,,	May 21, May 29, June 19	May 21, May 29, June 19	May 21, May 29, June 19	May 29, June 19	June 11, June 26
"A 15" ,,	May 21, May 29, June 11, June 19, June 26	May 21, May 29, June 11, June 19, June 26	May 21, May 29, June 11, June 19	May 21, May 29, June 19, June 26	
"Bărăgan 77" ,,	May 29, June 11	May 29, June 11	May 29 June 11	May 21 May 29	June 19 June 26
"Cenad 88" oats	June 15, June 21, June 29, July 2, July 9, July 17	June 15, June 21, June 29, July 2, July 9, July 17	June 15, June 21, June 29, July 2	July 2	
"Tg. Frumos 9" ,,	June 15, June 21, June 29, July 2, July 9	June 15, June 21, June 29 July 2, July 9	June 15, June 21, June 29 July 2, July 9	June 21, July 2, July 9 July 17	
"ICAR 878" ,,	June 15, June 21, June 29, July 2, July 9	June 15, June 21, June 29, July 2, July 9	June 15 June 21, June 29, July 2, July 9	June 21, June 29, July 2, July 9, July 17	
"Cluj 123" two-rowed barley	June 15, June 21, July 2, July 9	June 15, July 2, July 9	June 15, July 2, July 19	June 15, June 21, June 29, July 2	
"Tg.Frumos 240" two-rowed barley	June 15, June 21, June 29 July 2, July 9	June 15, June 21, June 29 July 2, July 9	June 15, June 21, June 29 July 2, July 9	June 21, June 29, July 9	
"Cenad 396" barley	June 15, June 21, July 2, July 9	June 15, June 21, June 29, July 2, July 9	June 15, June 21, June 29, July 2, July 9	June 21, July 2 July 9	

transpiration : one in the morning and one in the afternoon. In the course of 2 days we ascertained the presence of two maxima, one of which was in the morning and the other at midday. The maximum values of the intensity of transpiration at midday usually occurred where the plants were provided with a good water supply. During the first half of the summer of 1956, when our determinations were effected, the weather was rainy and the soil permanently enjoyed a good supply of water.

Table 2

Number of days on which the development of the intensity of transpiration depended on certain factors of the surrounding medium

Plant	Light	Moisture	Temp.	Wind	Light-moisture	Light-temperature	Light-wind	Moisture-temp.	Moisture-wind	Temp.-wind	Light - moisture-temp.	Light - moisture-wind	Temp. - moisture-wind	Light - moisture-wind	Depending on no factors
"Tg. Frumos 16" wheat											3			2	
"Cenad 117" wheat				1							1			3	
"Odvoș 241" wheat			1											3	1
"Bankut 1201" wheat											1			2	2
"A 15" wheat											1			4	
"Bărăgan 77" wheat				1							1			1	2
"Cenad 88" oats					2						3			1	
"Tg. Frumos 9" oats				1							2			3	
"ICAR 878" oats				1							2			3	
"Cluj 123" two-rowed barley							2				2			1	
"Tg Frumos 240" two-rowed barley											2			3	
"Cenad 396" barley								1			1			3	
Total	0	0	1	4	2	0	2	1	0	0	19	0	0	29	5

In the course of the 32—36 days in which our determinations were carried out, we also observed the average increase of dry weight of one plant of the studied species. This average was established by weighing a bunch of 5 to 7 plants of medium height, gathered from the fields. The values obtained show that a continuous and regular growth of the dry weight of all the plants of the studied species took place. Following the average values of the intensity of transpiration in the course of the 32—36 days in which the determinations were made, we noticed that the development of the intensity of transpiration was irregular, the maxima generally occurring at the beginning and at the end of this period, as evidenced in table 4.

Table 3

Maxima of the intensity of transpiration during daytime

Plant	Morning	Noon	Afternoon
"Tg. Frumos 16" wheat	May 29, June 26	May 21, June 11	May 29, June 19, June 26
"Cenad 117" ,,	May 21, May 29	June 11, June 19, June 26	May 29
"Odvoş 241" ,,	May 21, May 29	June 19, June 26	May 29, June 11
"Bankut 1201" ,,	June 11	May 21, May 29, June 19	June 11, June 26
"A 15" ,,	May 29	May 21, June 19	June 11, June 26
"Bărăgan 77" ,,	June 19, June 26	May 21, May 29, June 11	June 19, June 26
"Cenad 88" oats	July 17	June 21, June 29, July 9	June 15, July 2,
"Tg. Frumos 9" ,,	July 9, July 17	June 15, June 21, June 29, July 2	
"ICAR 878" ,,		June 21, June 29, July 2, July 9, July 17	June 15
"Cluj 123" two-rowed barley	June 21, June 29	June 15, July 2, July 9	June 29
"Tg. Frumos 240" two-rowed barley	June 21	June 21, June 29, July 9	June 15, July 2
"Cenad 396" barley		June 15, June 21, June 29, July 2, July 9	

Table 4

Maxima of the intensity of transpiration in the course of the vegetation period

Plant	May 20 – May 30	June 1 – June 10	June 11 – June 20	June 21 – June 30	July 1 – July 10	July 11 July 20
"Tg. Frumos 16" wheat			+			
"Cenad 117" ,,	+		+			
"Odvoş 241" ,,	+		+			
"Bankut 1201" ,,	+		+			
"A 15" ,,	+					
"Bărăgan 77" ,,			+			
"Cenad 88" oats					+	+
"Tg. Frumos 9" ,,			+			
"ICAR 878" ,,			+			
"Cluj 123" two-rowed barley			+			
"Tg. Frumos 240" two-rowed barley			+			
"Cenad 396" barley			+			

Figures 4, 5, 6 show the average values of the intensity of transpiration, as well as the average values of the different factors studied on different days during that period.

Figure 4 contains these values for „Tg. Frumos 16" wheat, between May 21 and June 26, 1956. The development of the intensity of transpiration is relatively regular; it increased until June 11, after which

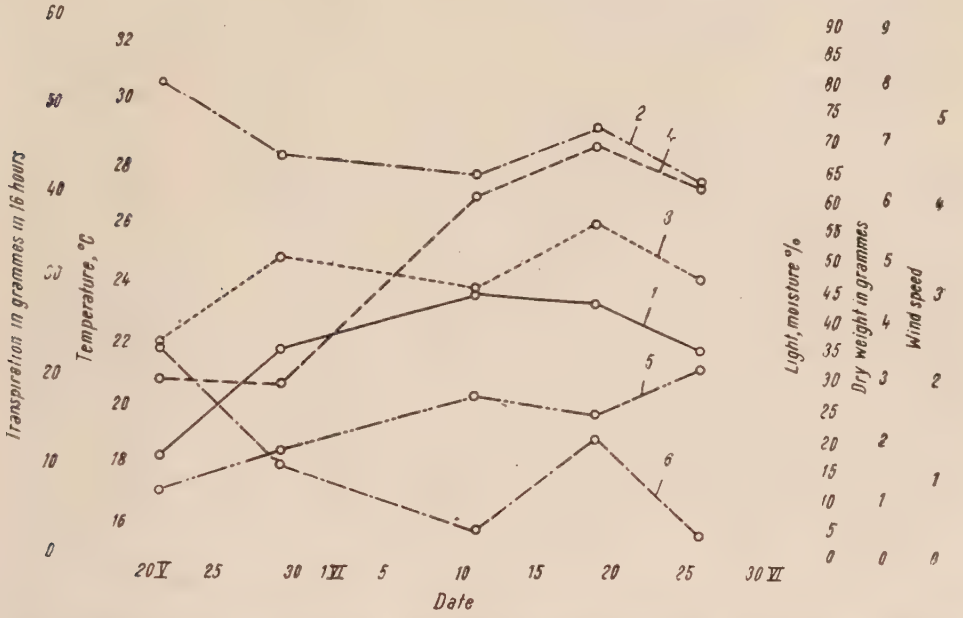


Fig. 4. — Development of transpiration during the vegetation period for "Tg. Frumos 16" wheat. *1* — intensity of transpiration; *2* — air moisture; *3* — intensity of light; *4* — air temperature; *5* — increase in dry weight of the plant; 6 — wind speed.

a slight decrease took place. The average daily air temperature was the same on May 21 and May 29, after which it increased noticeably until June 19, when a slight decrease was observed. The average daily values for the intensity of light fluctuated, like those for air moisture and wind speed. The average dry weight of a plant increased relatively regularly during the studied interval of time.

Figure 5 shows the average daily values of the intensity of transpiration and of the studied factors of the surrounding medium, for "A 15" wheat. The maximum value for the intensity of transpiration was noted on May 29, after which it decreased. The average daily intensity of light gradually increased, as well as the air temperature. The average daily air moisture decreased until June 11, after which a slight increase took place. The dry weight of the plants grew continuously during the time in which the determinations were made.

Figure 6 shows the average daily values of the intensity of transpiration and of the studied factors of the surrounding medium for "Bărăgan 77" wheat. A slight decrease in the intensity of transpiration could be noticed until June 11, after which it considerably increased, reaching a maximum on June 19; at the end of the interval of time the intensity of transpiration during this interval can be related to the air temperature,

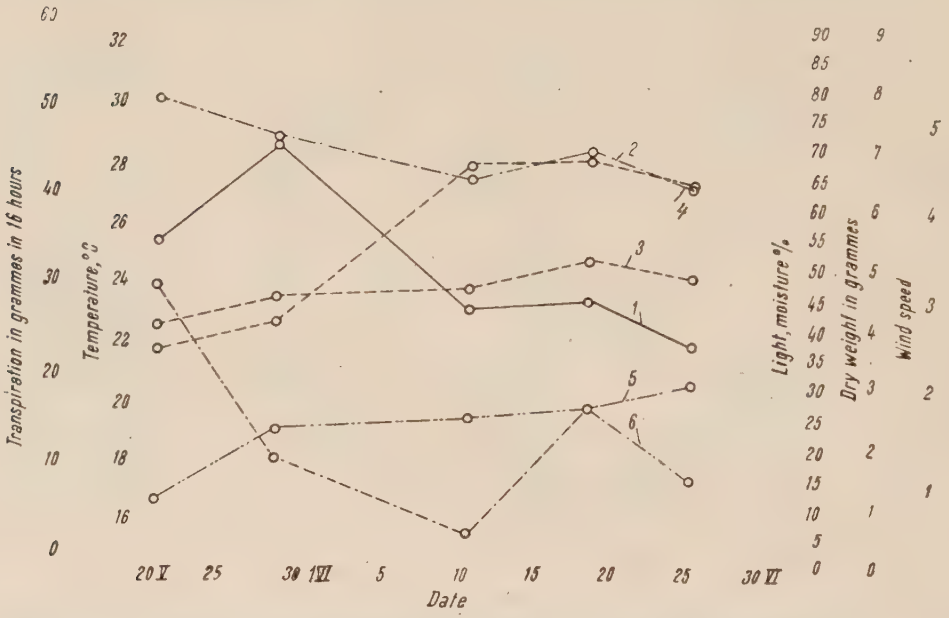


Fig. 5. — Development of transpiration during the vegetation period for "A 15" wheat.
1 — intensity of transpiration; *2* — air moisture; *3*, — intensity of light; *4* — air temperature; *5* — increase in dr weight of the plant; *6* — wind speed.

as well as to the speed of the air currents. For this plant too, the growth in dry weight took place gradually and regularly in the course of the respective period.

Table 5 gives both the quantities of water eliminated during the experiments and the quantity of organic substance accumulated in the course of the same period. The economical coefficient of transpiration was computed from these values and it lies between 138.26 for "Tg. Frumos" oats and 374.60 for "Tg. Frumos 240" two-rowed barley. The experiments made during the summer of 1956 gave the smallest values for the economical coefficient of transpiration. In the scientific literature such small values for the economical coefficient of transpiration are seldom met with. The relatively small values obtained in our determinations for the economical coefficient of transpiration can be partly explained by the fact that they were obtained on plants grown in fields, whereas most

of the data supplied by scientific literature were obtained for plants grown in pots. According to O. Israelsen [3] the values of the economical coefficient of transpiration determined in a field, differ considerably from those obtained for plants grown in pots. N. A. Maximov [5] is of the opinion

Table 5

Economical coefficient of transpiration

Plant	Period	Water eliminated by plant through transpiration in course of period	Organic substance accumulated by one plant	Economical coefficient of transpiration
"Tg. Frumos 9" oats	June 15— July 17	995.484	7.20	138.26
"Bankut 1201" wheat	May 21— June 26	563.184	3.46	162.76
"Tg. Frumos 16" ,,	May 21— June 26	645.192	3.87	166.71
"ICAR 878" oats	June 15— July 17	1 174.945	6.83	172.02
"Cenad 88" ,,	June 15— July 17	1 309.367	7.26	180.35
"Odvoș 241" wheat	May 21— June 26	549.144	2.62	205.78
"Cenad 117" ,,	May 21— June 26	651.600	3.00	217.20
"Bărăgan 77" ,,	May 21— June 26	717.984	3.22	222.97
"Cluj 123" two-rowed barley	June 15— July 9	506.352	1.82	278.21
"Cenad 396" barley	June 15— July 9	723.888	2.56	282.76
"A 15" wheat	May 21— June 26	754.272	2.30	327.94
"Tg. Frumos" two-rowed barley	June 15— July 9	434.544	1.16	374.60

that for plants grown in a field, the economical coefficient of transpiration is much smaller than for plants grown in vegetation jars.

Table 6 shows the average quantity of water daily eliminated by a plant and the average quantity of organic substance daily accumulated by a plant, as well as the economical coefficient of transpiration for all the species of cereals studied in the course of 1954, 1955, 1956. With the exception of "A 15" wheat and "Cenad 396" two-rowed barley, in all

cases, the smallest economical coefficients of transpirations were obtained in the course of the summer of 1956. This decrease of the economical coefficients of transpiration can be attributed especially to the average quantity of organic substance daily accumulated by a plant, which in 1956 was in all cases much larger than in the previous years. The average daily quantity of water eliminated by a plant generally differs relatively little in the course of the three years of experiments.

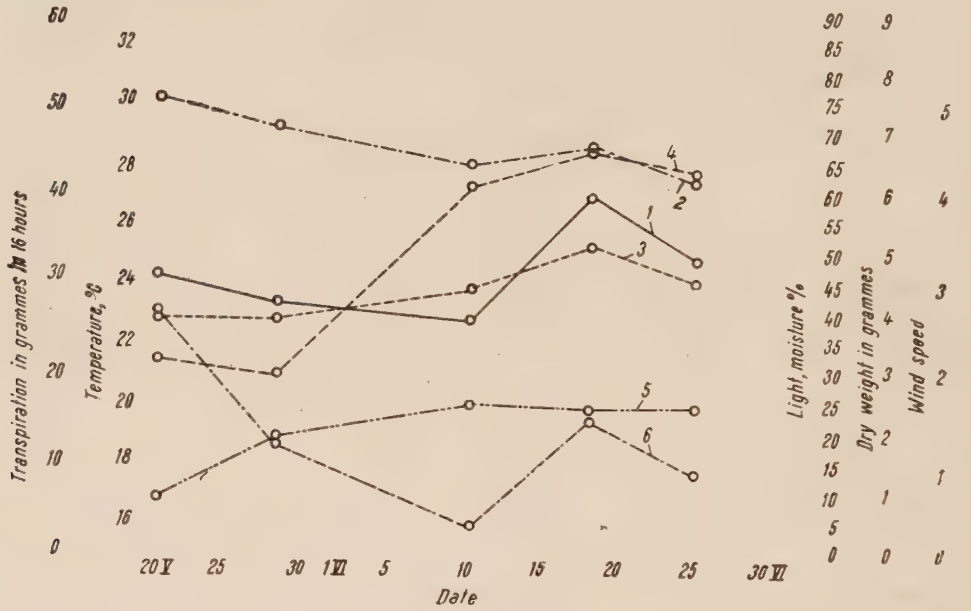


Fig. 6. — Development of transpiration during the vegetation period for "Bărăgan 77" wheat. *1* — intensity of transpiration; *2* — air moisture; *3* — intensity of light; *4* — air temperature; *5* — increase in dry weight of the plant; *6* — wind speed.

The quantity of precipitations during the months of April, May, June and July of the respective years amounted to : 378.1 mm in 1954, 321.5 mm in 1955 and 226.6 mm in 1956, as shown by the Meteorological Institute and by the Meteorological Laboratory of ICAR.

A. A. Rode mentions the experiments carried out by the Bezenciunskaia Experimental Station, where for the "Poltava" wheat, the economical coefficient of transpiration decreased to half its value in a rainy year, compared to a year with drought. In the same way, K. N. Zaitzev [12] found for irrigated wheat a smaller economical coefficient than for non-irrigated wheat.

Good agrotechnical conditions also lead to a decrease of the economical coefficient of transpiration, as shown by S. N. Rijov [8]. The utilization of chemical fertilizers causes a decrease of the economical coefficient of transpiration, as shown by V. P. Popov and A. Z. Kulkesh. At the Moara

Domnească Experimental Station, in the years 1955—1956, good agrotechnical conditions as well as N, P and K chemical fertilizers were applied.

We consider that the small values of the economical coefficient of transpiration can be chiefly explained by the increase of the photosyn-

Table 6

Average quantity of water daily eliminated by a plant and average quantity of organic substance daily accumulated by a plant

Plant	Average quantity of water daily eliminated by a plant			Average quantity of organic substance daily accumulated by a plant			Economic coefficient of transpiration		
	1954	1955	1956	1954	1955	1956	1954	1955	1956
"A 15" wheat	22.11	12.75	20.48	0.050	0.049	0.064	442	257	327
"Cenad 117" „	17.30	17.80	18.10	0.033	0.074	0.083	511	239	217
"Odvoș 241" „	—	17.09	15.24	—	0.060	0.073	—	382	205
"Bankut 1201" „	19.02	14.64	15.62	0.020	0.043	0.096	934	340	162
"Bărăgan 77" „	19.33	16.15	19.67	0.016	0.053	0.089	1 185	304	222
"Tg. Frumos 16" „	21.37	13.45	29.86	0.025	0.063	0.225	841	211	166
"Acad. R.P.R. 48" „	18.92	—	—	0.021	—	—	907	—	—
"Lutescens 62" „	17.30	—	—	0.017	—	—	1 005	—	—
"Cenad 88" oats	31.40	32.05	40.08	0.062	0.108	0.227	503	299	180
"Tg. Frumos 9" „	33.60	29.52	29.86	0.061	0.119	0.225	528	248	138
"ICAR 878" „	32.20	31.24	33.60	0.060	0.120	0.213	537	285	172
"Ruschuk 914" „	—	34.45	—	—	0.102	—	—	336	—
"Cluj 123" two-rowed barley	15.50	18.33	23.42	0.029	0.023	0.076	543	801	278
"Tg. Frumos 240" two-rowed barley	16.50	13.61	18.10	0.018	0.027	0.067	887	491	374
"Early" two-rowed barley	14.60	—	—	0.033	—	—	473	—	—
"Hanacarghin" two-rowed barley	—	16.48	—	—	0.028	—	—	590	—
"Cenad 396" (spring) barley	—	18.54	30.08	—	0.077	0.167	—	239	282
"Cenad" (autumn) barley	35.64	—	—	0.069	—	—	512	—	—

thesis intensity under the action of favourable conditions created by means of chemical fertilizers and through the agrotechnical methods which are applied. In 1954, the experiments were carried out on plants grown on a poor soil, not treated with chemical fertilizers and under poor agrotechnical conditions. It is possible that these are the causes of the relatively large values of the economical coefficient of transpiration obtained by us during that year.

REFERENCES

1. BRIGGS L., SHANTZ H., *Relative Water Requirement of Plants*, Journ. of Agr. Res., 1914, **3**, *1*.
2. IVANOV L. A., *Zur Methodik der Transpirationsbestimmungen am Standort*, Ber. d. d. bot. Ges., 1928, **46**.
3. О. ИЗРАЕЛСЕН, *Научные основы и практика орошения*, Селхозгиз, Москва, 1936
4. П. С. КУЗИН, *Об испарении поверхности почвы*, Труды Г. Г. 1938, **1, 7.**
5. Н. А. МАКСИМОВ, *Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней. Тимирязев Учения*, Изд. Акад. Наук СССР, Москва, 1944.
6. В. П. ПОПОВ, *Баланс влаги в почве и показатели степени сухости климата СССР*, Киев, 1948.
7. В. П. ПОПОВ, А. Л. КУЛИКЕС, *Транспирация сахарной свеклы при подкормке*. Тр. „ВАСХНИЛ", 1938, **19**, *8*
8. С. Н. РЫЖОВ, *Орошение хлопчатника в Ферганской долине*, Изд. А. Н. Узб. ССР, Ташкент, 1948.
9. N. SĂLĂGEANU, C. TAȘCĂ, *Despre intensitatea transpirației în timpul zilei și în decursul perioadei de vegetație și despre coeficientul economic al transpirației la unele cereale* (1), Bul. științ. Acad. R.P.R., Secțiunea de științe biologice, agronomice, geologice și geografice, 1955, **7**, *2*.
10. Д. И. САШКО, *К вопросу о методе количественного учета транспирации*. Мет. и гидр., 1938, *1*.
11. Ф. Д. СКАЗКИН, М. В. УСПЕНСКАЯ *Физиологическая оценка влияния орошения на различеные сорта арахиса*. Труды по прикл. бот. ген. и сел., 1955, серия III, *12*.
12. К. Н. ЗАЙЦЕВ, *Режим орошения пшениц в Заволжье*, Докл. ВАСХНИЛ, Москва, 1940.

Paper read on January, 7, 1957

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DE LA CIRCULATION DE LA SÈVE CHEZ LE PIN NOIR, SAIN OU EN VOIE DE DESSÉCHEMENT

PAR

C. C. GEORGESCU

MEMBRE CORRESPONDANT DE L'ACADÉMIE
DE LA RÉPUBLIQUE POPULAIRE ROUMAINE

et

GH. NIȚU

Nous nous proposons d'étudier la marche de la circulation de la sève chez un peuplement de pin noir en train de se dessécher ; dans ce but, on a entrepris une série d'injections avec des solutions colorées à des arbres sains ainsi qu'à des arbres malades atteints de desséchement à différents degrés à cause de la grande sécheresse des années 1948/49.

Ces essais ont été effectués pendant l'été de l'année 1955 dans une plantation de pins noirs, vieille de 55—60 ans, située près du village de Șeica Mare (district de Mediaș) sur un versant exposé au sud et au sud-est, à pentes de 30—45°, ayant un sous-sol de grés sablonneux à veines d'argile et un sol profond — par endroits superficiel, lorsqu'il repose sur des blocs de grés plus compacts. La station correspond à une île de steppe et de sylvo-steppe (située dans la sous-zone des chênes rouvres), grâce à son exposition et au fort drainage intérieur du sol.

Les arbres ont été injectés à l'aide d'un appareil construit d'après le modèle établi par Sévirtchef et Mohrzeki [1]. Une série d'essais préliminaires ont prouvé que pour les injections la solution de fuchsine à 0,3% convient le mieux. L'injection des arbres durait 3 ou 6 heures, puis on les abattait et on procédait aux analyses. La manière dont le liquide avait pénétré dans le bois du tronc était examinée en découpant, tous les cinquante centimètres, des rondelles des troncs injectés.

Les pins choisis pour l'expérimentation ont été perforés avec une tarière Pressler préalablement remplie de solution colorée introduite dans

Tableau 1

N° de l'essai	Heure du début de l'essai	Durée de l'essai	Hauteur de l'arbre m	Lieu de l'insertion de la couronne m	Diamètre de l'arbre à 1,30 m	Largeur moyenne de la couche annuelle mm	Hauteur d'élévation du colorant m	Vitesse moyenne d'ascension à l'heure m	Nombre des couches injectées	Nombre des couches pénétrées par le colorant, vers le sommet	Colorant consommé	L'état de l'arbre	Date de l'essai
						Période du 27 juillet au 3 août							
1	8	3	10,5	4,5	12,5	0,9	2,25	0,75	36	4	25	Sain	3.VIII
2	11	3	10,5	4,5	15,0	0,7	4,10	1,36	36		30	,,	3.VIII
3	12	3	11,5	4,0	19,0		0,80	0,27	38		40	,,	28.VII
4	14	3	10,5	4,5	11,5	0,8	1,00	0,33	36		20	,,	3.VIII
5	16	3	10,5	4,0	20		0,70	0,23	40		30	,,	28.VII
6	17	3	11	4,5	15	1,4	0,40	0,13	28		25	,,	3.VIII
7	7,30	6	12	6	14	0,4	4,50	0,75	45	14	60	,,	1.VIII
8	7,30	6	11,5	5,5	15,5	0,7	3,00	0,50	43	5	80	,,	2.VIII
9	13,30	6	11	6	16,5	0,4	2,30	0,38	49		70	,,	1.VII
10	13,30	6	10,5	5	15	1,4	2,00	0,33	43	3	35	,,	2.VIII
11	13	6,30	11,5	5,5	16	1,2	3,50	0,53	48	4	45	,,	29.VIII
12	8	7	12	4,5	19		5,40	0,80	45		90	,,	28.VII
13	20	12	10,5	4,5	13	1,0	1,00	0,08	35				28.VII
						Période du 20 au 27 septembre							
14	11	3	12	7	17	0,8	0,57	0,19	38	7	40	,,	20.IX
15	14,30	3	13	6	18	0,8	0,88	0,29	39	4	30	,,	20.IX
16	10	3,15	11,5	4	16	1,0	0,84	0,27	40	5	25	,,	22.IX
17	14	3	11,5	4,5	13	0,6	1,96	0,65	39	4		,,	22.IX
18	10	3	10,7	6	14,5	0,3	2,30	0,77	38	5	30	,,	27.IX
19	10	3	12,8	5	15	0,9	1,73	0,58	35	7	20	,,	27.IX
20	10	4	11,4	4,7	16	1,0	1,62	0 40	36	4	65		21.IX
21	10	4	13	5,1	16	0,7	1,74	0,43	40	3	40	desséchés	21.IX
22	14	3	14,5	6	25	1,5	1,20	0,40	38	4		1/4 de la cou-	21.IX
23	14	3	10,5	5,3	15	0,6	2,28	0,76	40	5		ronne	21.IX
24	11	3,20	13,5	6	22	0,8	0,85	0,25	44	7	35		21.IX
25	9	3	6	2	9	0,5	0,82	0,27	35	6	45		20.IX
26	9	3	13,3	6	16	0,8	0,32	0,11	41			desséchés 2/4	23.IX
27	13	3	11,5	7,5	15	0,5	0,60	0,20	43	5	35	de la cou-	23.IX
28	13	3	15	6	18	1,3	0,64	0,21	30	3	30	ronne	23.IX
29	15	3,15	13	6	25	0,9	0,47	0,15	39	1	25		23.IX
30	10	3,30	12	6	17	1,4	0,32	0,09	36		70		20.IX
31	14	3	10,5	4,5	13	0,3	0,19	0,06	41		25	desséchés 3/4 de la couronne	22.IX 22.IX

le tube de notre appareil. Ces troncs étaient perforés jusqu'au centre, à 50 cm du niveau du sol. Le réservoir de liquide coloré était fixé à 50 cm au-dessus du niveau du lieu où a été faite l'injection.

Le tube de l'injecteur avait une étanchéité complète pour que la perforation soit faite sous l'eau, pour ne pas permettre l'infiltration de l'air dans les vaisseaux du bois.

Les expérimentations ont pu être effectuées pendant la seconde moitié de l'été, quand le temps est plus favorable ; on a injecté 31 arbres, du 27 juillet au 3 août et du 20 au 27 septembre. On n'a tenu compte que des injections faites au cours des journées ensoleillées.

Les résultats des mesures effectuées figurent au tableau 1.

A. ASPECTS DE LA CIRCULATION DE LA SÈVE DANS LES PINS NOIRS SAINS

1. Portion du bois où circule la sève

On observe que le liquide coloré injecté s'infiltre dans toute la profondeur de la perforation, tant en hauteur que vers le bas de l'endroit d'injection.

L'infiltration du colorant vers le bas est bien connue, mais jusqu'à présent on n'en a pas donné une explication satisfaisante. La vitesse d'infiltration est toutefois différente. C'est ainsi que chez les pins étudiés, alors que le liquide progresse en moyenne de 5—7 cm/h vers le bas, la vitesse de circulation vers le haut atteint 0,50—1,36 m/h.

L'infiltration du colorant dans le bois parfait s'accomplit surtout par le processus de diffusion, et dans les 15 — 27 couches annuelles de l'aubier par le processus de circulation en masse de l'eau (fig. 1).

Chez le pin noir, la circulation de la sève a également lieu à travers toute la masse de couches annuelles, tant à travers le bois de printemps qu'à travers celui d'automne. La circulation la plus intense se fait à travers les couches de l'aubier. Le niveau de l'ascension du colorant s'élève progressivement des couches annuelles intérieures vers celles de l'extérieur. La vitesse de diffusion étant très inférieure à celle du courant de masse, la vitesse de circulation de la sève peut être mesurée par le niveau que le colorant atteint, dans l'unité de temps, dans la dernière couche annuelle de l'aubier.

Fig. 1. — Coupe longitudinale à travers une portion de tronc injectée avec du colorant.

2. Vitesse de circulation

Toutes les mesures effectuées ont prouvé que chez les pins sains la vitesse subit une grande variation qui dépend d'une série de facteurs. La variation quotidienne du courant de sève chez un grand nombre d'espèces a une marche semblable à la variation respective de la transpiration [2].

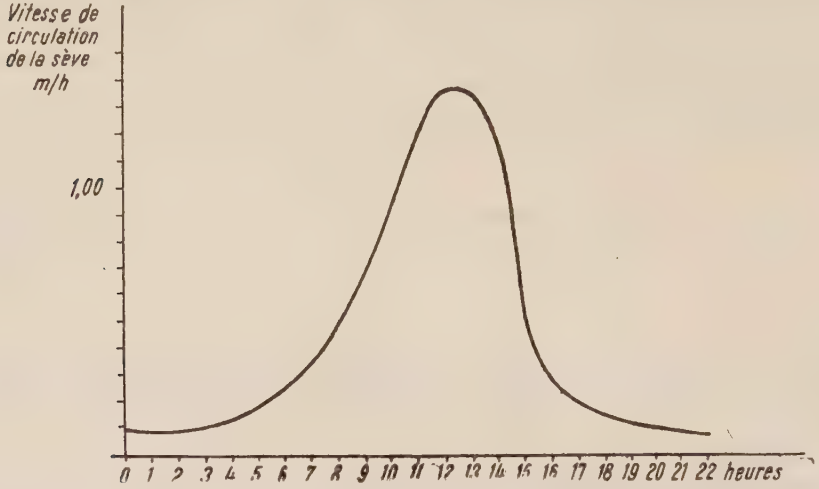


Fig. 2. — Variation de la vitesse de circulation de la sève chez le pin noir pendant une journée d'août sans nuages.

On a ainsi établi, chez le pin, que la courbe journalière de la vitesse de circulation du courant de sève montre des valeurs graduellement croissantes entre 8 et 11 h et des valeurs maxima entre 11 et 15 h, valeurs qui baissent rapidement entre 15 et 16 h, puis lentement entre 16 et 20 h ; la valeur extrême (1,36 m/h) est atteinte entre 12 et 13 h. Pendant la nuit la vitesse est constante et a des valeurs très réduites (0,08 m/h).

La vitesse de circulation varie aussi avec les mois. Les expériences faites nous ont montré qu'en septembre la vitesse de circulation baisse et acquiert des valeurs comprises entre 0,19 et 0,77 m/h, tandis qu'au mois d'août elle atteint 0,23 à 1,36 m/h.

Par rapport à la vitesse moyenne de 1,50—1,81 m/h, calculée par Mathiesen [2] pour le bouleau, on constate que chez le pin, la vitesse de circulation de la sève est plus réduite, ce qui s'explique par le fait bien connu que le bois du pin noir est formé de trachéides dans lesquelles la circulation de l'eau est ralentie par les parois transversales de ces dernières.

3. Vitesse de circulation en fonction des différentes caractéristiques individuelles des arbres

Etant donné que les arbres étudiés étaient du même âge et avaient des hauteurs et des diamètres à peu près égaux, les mesures effectuées n'ont mis en évidence dans notre cas aucune relation entre la vitesse de

circulation et la hauteur, l'épaisseur ou la longueur de la portion de tronc élaguée.

On ne constate de rapport qu'entre cette vitesse et la largeur des couches annuelles de l'aubier, à savoir : plus la largeur est grande et plus la vitesse de circulation est faible.

Tableau 2

Variation de la vitesse de circulation de la sève en fonction de la largeur de la couche annuelle

N° de l'arbre étudié	Heure de l'essai	Durée de l'essai h	Largeur moyenne de la couche annuelle de l'aubier mm	Vitesse de circulation de la sève m/h	Date de l'essai
9	13,30	6	0,4	0,38	1.VIII. 1955
4	14	3	0,8	0,33	3 „ „
10	13,30	6	1,4	0,33	2 „ „
7	7,30	6	0,4	0,75	1 „ „
8	7,30	6	0,7	0,50	2 „ „
18	10	3	0,3	0,77	27. IX. „
19	10	3	0,9	0,58	27 „ „
16	10	3	1,0	0,27	22 „ „
17	14	3	0,6	0,65	22 „ „
15	14,30	3	0,8	0,29	20 „ „

Cette relation est mise en évidence chez les arbres injectés aux mêmes heures. On peut l'observer nettement chez les arbres 7 et 8, 17 et 15, 18, 19 et 16.

4. Quantité de liquide absorbée

La quantité de solution absorbée par le tronc pendant l'unité de temps est sujette à certaines erreurs, car malgré toutes les précautions prises, il s'écoule inévitablement de l'appareil des quantités plus ou moins importantes de liquide. Considérant que les pertes de colorant constituent des erreurs constantes, on peut faire une appréciation relative de la quantité de liquide absorbée pendant l'unité de temps. On a constaté, dans le cas d'injections durant 3 heures, qu'il a été absorbé 6—11 ml/h, et en 6 heures, de 6 à 13 ml/h. On a donc enregistré dans ce dernier cas une faible augmentation de la consommation du liquide absorbé.

A. Mathiesen a constaté chez le bouleau que le tronc absorbe pendant l'unité de temps — dans le cas d'injections ayant duré 3 heures — plus de liquide qu'en 6 heures. Ce fait est certainement en rapport avec la structure du bois des essences feuillues si on les compare aux résineux. En effet, chez les arbres à feuilles caduques, plus on prolonge l'opération, plus la possibilité de pénétration de l'air dans les trachées augmente, ce qui contribue à la diminution graduelle de l'absorption de la solution injectée. Chez le pin, les trachéides, ayant des parois transversales, opposent une grande résistance à la pénétration de l'air. Si au début des essais a lieu une pénétration d'air dans les trachéides, alors, grâce aux cellules vivantes du bois, celui-ci est éliminé et comme suite, ainsi qu'on l'a vu, la quantité de liquide absorbée en 6 heures est un peu plus grande que celle

absorbée en 3 heures. Pendant la nuit, l'absorption de la solution continue à une allure ne dépassant jamais les plus faibles valeurs de la journée. De cette manière l'arbre est en mesure de se constituer une réserve d'eau pendant la nuit pour pouvoir faire face à une transpiration accrue pendant la journée suivante, ou pour couvrir le déficit d'eau provoqué par une forte transpiration survenue au cours de la journée antérieure.

B. ASPECTS DE LA CIRCULATION DE LA SÈVE CHEZ LE PIN NOIR EN VOIE DE DESSÉCHEMENT (fig. 3)

La vitesse de circulation de la sève et la quantité de liquide absorbée, dans le cas d'arbres dont la couronne était pour 1/4, 2/4 ou 3/4 desséchée, a été mesurée au mois de septembre.

1. Vitesse de circulation de la sève

Dans les arbres ayant $^1/_4$ de la couronne desséchée, la sève circule avec une vitesse comprise entre 0,40 et 0,43 (0,76) m/h.

Les arbres ayant la moitié de la couronne desséchée avaient une vitesse de circulation de la sève variant entre 0,11 et 0,27 m/h.

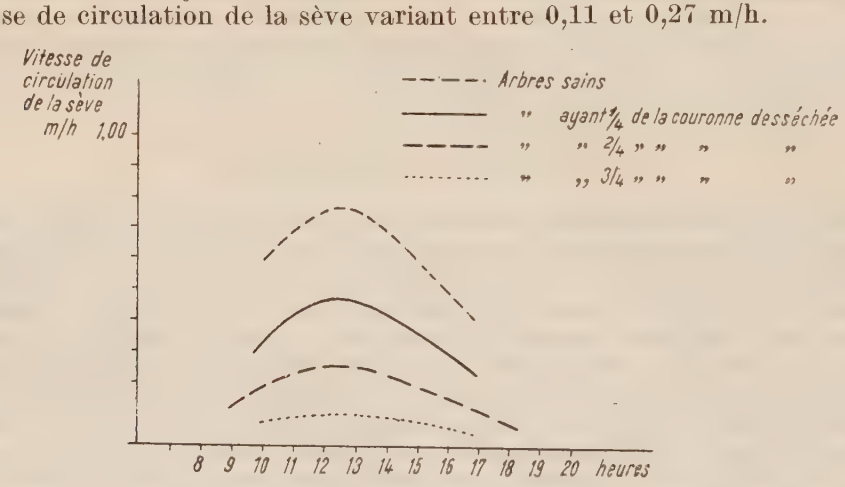

Vitesse de circulation de la sève m/h 1,00
Arbres sains
" ayant 1/4 de la couronne desséchée
" " 2/4 " " " "
" " 3/4 " " " "
8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 heures

Fig. 3. — Circulation de la sève pendant une journée chez les arbres à différents stades de desséchement.

Dans le cas d'arbres dont les 3/4 de la couronne étaient desséchés, la vitesse de circulation était très réduite et atteignait des valeurs s'échelonnant entre 0,06 et 0,09 m/h. Il en résulte donc que plus les arbres se trouvent dans une phase de desséchement avancé, plus la circulation est lente — à cause de la réduction de l'appareil foliaire qui aspire le flux de sève. Nous trouvons une expérience intéressante dans l'ouvrage déjà cité de Mathiesen. Au commencement de l'injection celui-ci a tranché la couronne d'un bouleau au niveau de son insertion et il a constaté que pendant 6

heures le colorant continuait à s'élever à la vitesse de 0,38 m/h, tandis que pour l'arbre témoin elle était de 1,45 m/h. On déduit de cette expérience que bien que l'appareil foliaire qui intervient avec sa force de succion dans la circulation de l'eau n'existe plus, de l'eau s'accumule quand même dans le tronc. Dans ce cas, les forces qui font monter la sève sont : l'osmose des cellules vivantes du bois, la pression radiculaire, ainsi que la dilatation des vaisseaux après la suppression de la couronne. Nous avons constaté chez le pin noir, ayant la couronne desséchée et le tronc encore en vie, une accumulation d'eau dans le duramen de sa région basale, phénomène connu sous le nom de *duramen humide*. Neger [4] a décrit ce phénomène à l'occasion du dessèchement des sapins.

2. Quantité de liquide absorbée

Les mesures faites en même temps sur des arbres sains et sur ceux dont les couronnes avaient atteint différents degrés de dessèchement nous montrent qu'au cours d'une journée la quantité de liquide absorbée par le bois augmente quand les arbres sont dans un état de dessèchement plus avancé. C'est ainsi qu'en septembre on obtient les valeures suivantes :

arbres sains							6,6—13,3	ml/h
,,	ayant le 1/4 de la				couronne	dessséchée	10 —16	ml/h
,,	,,	les 2/4	,,	,,	,,		8,3—15	ml/h
,,	,,	,, 3/4	,,	,,	,,		8,3—23,3	ml/h

Ces résultats paraissent en contradiction avec ceux obtenus par les mesures de la vitesse de circulation de la sève pour les mêmes catégories d'arbres. Ceci nous montre que le cylindre ligneux du tronc des arbres à couronne ayant atteint différents états de dessèchement souffre d'un déficit d'eau et c'est pourquoi il s'imbibe de solution, et d'autant plus fortement que ce déficit est plus grand. L'eau absorbée est retenue pour la plus grande partie par le bois, et ce n'est qu'à mesure de la saturation du bois qu'une quantité réduite passe dans la circulation ; c'est pourquoi ces arbres absorbent une quantité d'eau en surplus et ont une vitesse de circulation de la solution colorée de plus en plus réduite. Il en résulte encore que les arbres en cours de dessèchement ont le pouvoir de parfaire la teneur en eau du bois et que, par conséquent, en améliorant les conditions d'absorption de l'eau on peut entraver leur processus de dessèchement. En effet, on constata au cours des années 1954—1955 qu'après la période de sécheresse, suivie de précipitations suffisantes, les pins noirs à couronne partiellement desséchée continuaient en grande partie à végéter et avaient tendance à refaire leur couronne.

C. VITESSE DE CIRCULATION DE LA SÈVE DANS LES BRANCHES

Baumgartner (cité d'après Mathiesen) a établi que chez le bouleau, la vitesse de circulation de la sève est plus grande dans les branches minces que dans le tronc. Nous n'avons suivi ce phénomène que chez les

pins noirs sains. Dans ce but on a employé des branches ayant à peu près les mêmes dimensions et une masse foliaire plus ou moins similaire.

Tableau 3

Vitesse de circulation de la sève dans les branches en fonction de la durée de l'essai

N° crt.	Exposition	Position des branches dans la couronne	Vitesse de circulation de la sève dans les branches m/h				Heure du début de l'essai
			4′	8′	15′	20′	
1	2	3	4	5	6	7	8
1			1,12	0,83		0,56	10,37
2	Sud		1,35	0,82	0,64		9,45
3			2,92	1,83		0,82	18,00
4		base	1,42	0,93	0,66		9,21
5	S.O.		0,57	0,75	0,52		10,00
6	Nord		1,05	1,00	0,64		13,52
7			0,82	0,98		0,75	10,37
8			1,87	0,75	0,28		9,00
9			1,95	2,06		0,90	18,10
10			1,20	0,82	0,68		8,45
11			1,20	0,41	0,56		17,35
12			1,27	0,97	0,48		17,35
13	S.O.	milieu	0,62	0,52	0,46		9,42
14	Ouest		1,05	0,67	0,58		9,10
15			1,35	0,82	0,54		9,10
16	Nord		0,97	0,60	0,64		14,13
17			0,75	0,68		0,30	10,37
18			1,05	0,56	0,40		8,15
19	Sud	sommet	2,32	1,61		0,88	18,43
20			0,90	0,75	0,58		8,00
21	S.O.		0,90	0,90	0,56	0,50	10,00
22	Nord		0,67	0,67	0,36		14,35

Les branches ont été coupées sous l'eau et gardées pendant tout le temps de l'essai avec l'extrémité tranchée baignant dans le liquide colorant. La vitesse de circulation du colorant a été calculée par sections longitudinales des branches en raison du niveau le plus élevé atteint par le colorant.

1. Durée de l'essai et vitesse de circulation

Les branches tranchées ont été mises dans une solution colorée pendant 4, 8, 15 ou 20 minutes. D'après le tableau 4, on peut constater que la vitesse d'ascension de la sève dans les branches atteint les plus grandes valeurs après 4 minutes, baisse ensuite assez rapidement et atteint pendant 20 minutes des valeurs réduites d'environ 50%. Cette règle

générale n'a été démentie que par quelques exceptions (par exemple, chez l'arbre n° 7, la vitesse maximum a été atteinte pendant la 8e minute).

Tableau 4

Vitesse de circulation et position des branches dans la couronne

N° des arbres	Position de la branche dans la couronne	Vitesse d'ascension du colorant m/h	N° des arbres	Position de la branche dans la couronne	Vitesse d'ascension du colorant m/h
1	base	1,12	4	base	1,42
7	milieu	0,87	10	milieu	1,20
17	sommet	0,75	20	sommet	0,90
2	base	1,35	5	base	0,57
8	milieu	1,87	11	milieu	0,62
18	sommet	1,05	21	sommet	0,90
3	base	2,92	6	base	1,05
9	milieu	1,95	16	milieu	0,97
19	sommet	2,32	22	sommet	0,67

Ivanov a montré que les branches découpées sur des plantes ligneuses ont pendant les 4 premières minutes une transpiration presque égale à celle des branches non détachées.

La circulation de la sève mesurée par nous pendant les 4 premières minutes fournit des valeurs qui peuvent être considérées comme très proches de celles de la circulation de la sève dans les branches non tranchées. Parallèlement à la diminution de la transpiration dans les 8 à 20 minutes qui suivent, on constate une baisse de la vitesse de circulation pendant ces intervalles.

2. Vitesse de circulation et emplacement des branches dans la couronne

On observe dans le tableau 2 que, dans beaucoup de cas, la vitesse de circulation de la sève atteint les plus grandes valeurs dans les branches tranchées à la base de la couronne, et elle décroît graduellement dans les branches du milieu et du sommet de la couronne.

Nos mesures sont en concordance avec celles de B. Huber [3], qui a constaté que la vitesse du courant de transpiration baisse, pour toute une série d'espèces d'arbres, de la base au sommet.

3. Vitesse de circulation et autres facteurs

Au cours de nos essais, on n'a pu établir aucun rapport entre la longueur des branches, la longueur de la portion de branche à aiguilles et sans aiguilles, la grosseur de la branche et la vitesse de circulation de la sève. On peut constater, dans les branches du même niveau de la couronne, une circulation plus intense dans celles exposées au sud que dans celles exposées au nord et à l'ouest.

Pour les branches ayant un diamètre, à la base, de 11—15 mm, une longueur de 40—74 cm et des ramifications, la vitesse de circulation est

plus grande que pour les branches de mêmes dimensions mais non ramifiées ; elle atteint des valeurs comprises entre 2,32 et 3,00 m/h. Par contre, pour les branches de plus de 2—2,2 cm de diamètre et de 1,5—1,9 m de longueur, à grand nombre de ramifications (17—23), la vitesse de circulation de la sève calculée pour la branche porteuse est très basse, et atteint des valeurs de 0,26—0,33 m/h, ainsi qu'on peut le voir dans le tableau 5.

Ceci s'explique par le fait que de la branche principale partent des courants dérivés vers les rameaux latéraux, cause de ralentissement de la vitesse de circulation de l'eau.

Tableau 5

Vitesse de circulation de la sève dans les branches épaisses

Heure de l'essai	Durée de l'essai h	Longueur de la branche m	Diam. de la branche cm	Lieu de naissance des ramifications cm	Nombre de ramifications	Diam. moyen des ramifications cm	Longueur des ramifications cm	Position de la branche dans la couronne	Vitesse d'ascension du colorant m/h
14,68	1	1,5	2,0	17,5	23	0,7	20—50	base	0,28
16,48	1	1,9	2,2	7	17	0,7—0,8	20—70	,,	0,33
16,48	1	1,8	2,1	21				,,	0,26

D. MODE D'ASCENSION DE LA SÈVE CHEZ LE PIN

On observe sur les rondelles d'arbres injectés que l'ascension du colorant ne se fait pas verticalement, mais se déplace suivant une spirale irrégulière ayant le plus souvent une marche dirigée de gauche à droite et, plus rarement, en sens inverse (fig. 4 et 5). Ceci est bien visible si on suit la marche de la coloration du bois à la surface décortiquée du cylindre de bois. On sait que ce mode d'ascension du colorant, et par conséquent de la sève, est dû à la torsion des fibres du bois. L'angle de torsion des fibres peut être mesuré à la surface du cylindre de bois, d'après les fines fissures qui s'y produisent pendant la dessication du bois. Le tableau 6 donne, pour un certain nombre d'arbres étudiés, les tangentes de l'angle d'inclinaison des fibres et de l'angle de déplacement du colorant, par rapport à la verticale, calculées d'après les mesures effectuées sur la partie écorcée du cylindre ligneux. On a calculé en même temps la hauteur correspondant à un tour complet de la spirale suivant laquelle a lieu la torsion des fibres et l'ascension du colorant et de la sève. On a admis pour cela que la spirale a une marche régulière.

Les données du tableau 5 montrent que, pendant son ascension, le déplacement du colorant en sens transversal est proportionnel à l'angle de torsion des fibres et que l'angle de déplacement du colorant est plus grand que celui de l'inclinaison des fibres.

La figure 6 représente la spirale suivant laquelle a lieu la torsion des fibres, projetée sur un plan vertical.

On voit que la torsion des fibres peut se produire dans des sens différents et qu'elle est irrégulière.

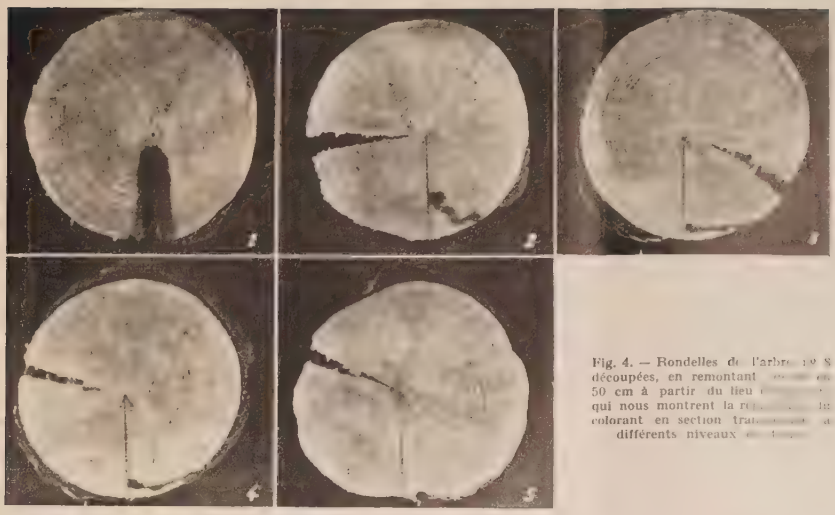


Fig. 4. — Rondelles de l'arbre [illegible] découpées, en remontant [illegible] 50 cm à partir du lieu [illegible] qui nous montrent la r[illegible] colorant en section tra[illegible] différents niveaux [illegible]

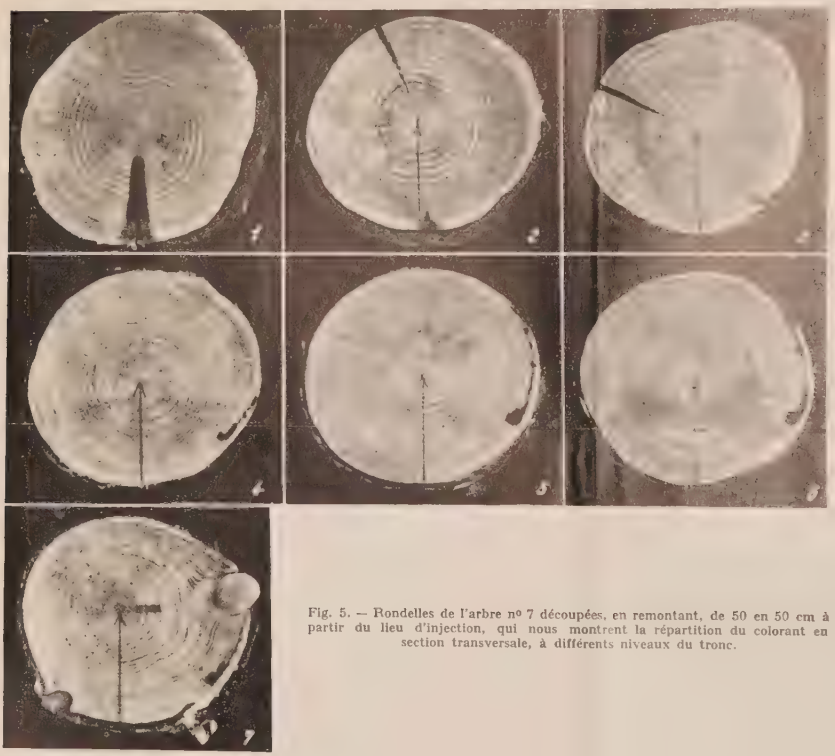


Fig. 5. — Rondelles de l'arbre nº 7 découpées, en remontant, de 50 en 50 cm à partir du lieu d'injection, qui nous montrent la répartition du colorant en section transversale, à différents niveaux du tronc.

Tableau 6

Angle de torsion des fibres et angle de l'ascension du colorant calculé à la hauteur de 1,50 m du niveau de l'injection

N° de l'essai	Rayon du tronc cm	Circonférence cm	Tangente de l'angle d'inclinaison des fibres	Hauteur d'un tour complet des fibres	Déplacement du colorant dans la section transv. à la hauteur de 1,5 m	Hauteur d'un tour complet du colorant m	Tangente de l'angle correspondant
23	7,5	47,10	0,06969	6,75	115 degrés	4,69	0,07133
20	8	50,24	0,06008	8,35	81 ,,	6,60	0,06333
18	7,2	45,21	0,03860	11,71	69 ,,	7,82	0,05000
21	8	50,24	0,03466	14,49	39 ,,	13,84	0,05600

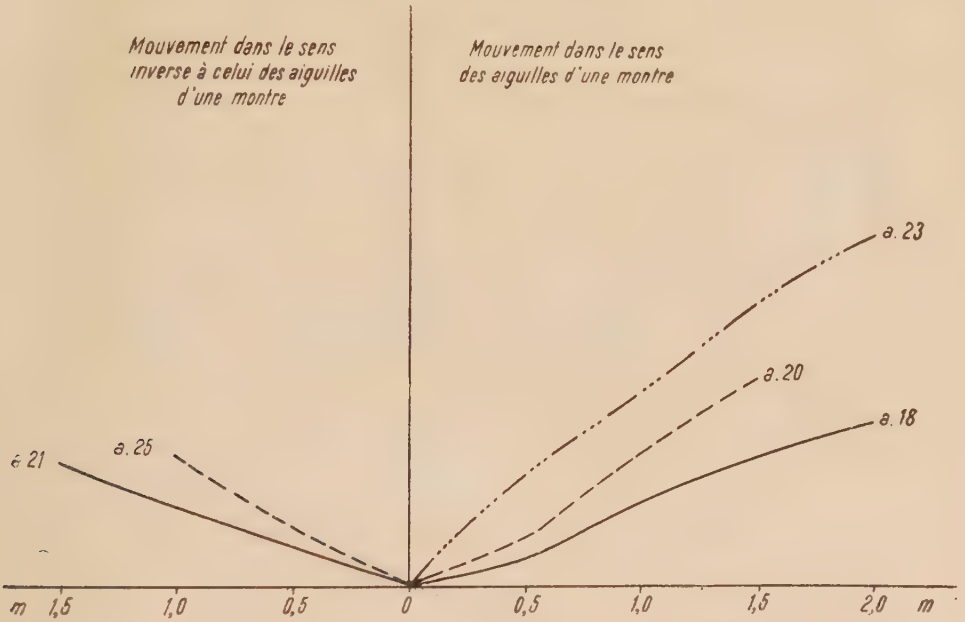

Mouvement dans le sens inverse à celui des aiguilles d'une montre
Mouvement dans le sens des aiguilles d'une montre
a. 23
a. 20
a. 18
a. 25
a. 21
m 1,5 1,0 0,5 0 0,5 1,0 1,5 2,0 m

Fig. 6. — Angle de torsion des fibres de différents pins, mesuré sur la surface tangentielle du cylindre de bois et projeté sur un plan vertical.

a. 21 — l'arbre n° 21 ; *a.* 25 — l'arbre n° 25, etc.

Les diagrammes des figures 7 et 8 fournissent un schéma du déplacement du colorant, représenté par sa projection sur un plan. Les lignes du diagramme représentent les deux limites du secteur de cercle coloré, à différents niveaux du tronc, en remontant à partir du point d'injection. On observe en même temps qu'à partir d'un certain niveau le secteur coloré s'élargit. Nous déduisons de ces constatations les conclusions suivantes :

Sur une portion réduite du tronc, en remontant à partir du point d'injection, le colorant ne suit pas le sens de torsion des fibres, car là il est poussé par la pression hydrostatique créée par l'appareil d'injection. Cette hauteur correspond au niveau du réservoir de l'appareil. Plus haut, le

colorant n'est plus entraîné que par la force d'ascension de la sève et il adopte le sens des fibres.

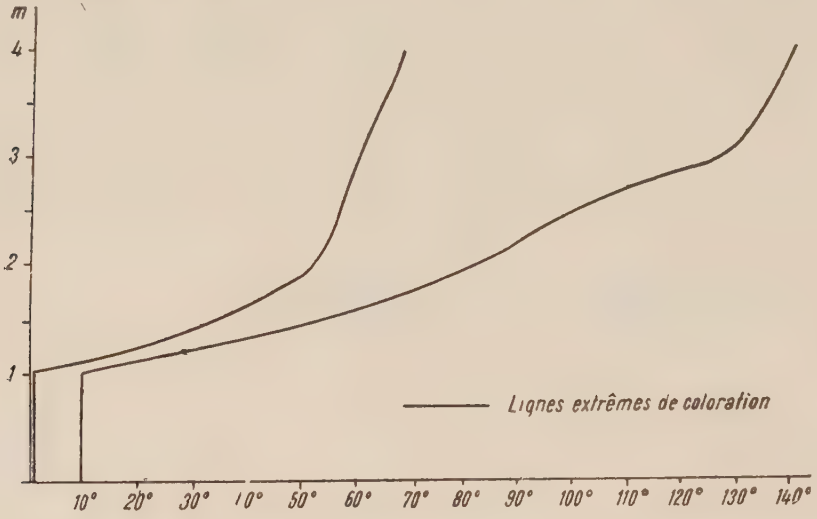


Fig. 7. — Mouvement latéral du colorant chez l'arbre nº 7. Même projection que dans la figure 6.

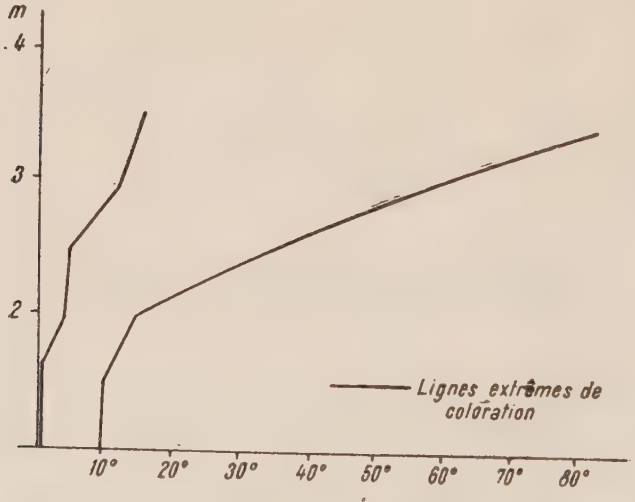


Fig. 8. — Mouvement latéral du colorant chez l'arbre nº 13. Même projection que dans la figure 6.

Le déplacement latéral de la sève pendant son ascension est d'une importance particulière pour l'approvisionnement en eau, aussi uniforme que possible, de la couronne de l'arbre. Ceci nous explique pourquoi après

une blessure sur un secteur longitudinal du tronc de l'arbre, la portion de couronne correspondant à ce secteur peut ne pas se dessécher. Il s'établit ainsi un équilibre dans l'approvisionnement en eau de la couronne, quelle que soit la manière dont fonctionne chaque secteur du tronc en particulier.

CONCLUSIONS

Les essais effectués permettent de formuler les conclusions suivantes :

1. Le liquide coloré s'infiltre dans toute la profondeur de l'injection, aussi bien vers le haut que vers le bas du niveau d'injection. La circulation ascendante a lieu dans le bois parfait, grâce au processus de diffusion, et dans l'aubier, grâce au processus de circulation en masse de l'eau. La circulation de la sève s'effectue à travers toute la masse de la couche annuelle, le niveau le plus élevé de l'ascension du colorant étant atteint dans la dernière couche annuelle.

2. La vitesse de circulation de la sève atteint chez les pins sains des valeurs comprises entre 0,50 et 1,36 m/h, à la seconde période de végétation.

3. La courbe de la variation diurne de la vitesse de circulation de la sève a la forme d'une cloche, avec le maximum vers midi.

La circulation de la sève au cours d'une journée montre une variation parallèle à celle de l'intensité de la transpiration.

4. On n'a pu établir aucune relation entre la vitesse de circulation de la sève et la hauteur, l'épaisseur du tronc et la longueur de la portion de tronc élaguée. On constate que la circulation de la sève est influencée par la largeur de la couche annuelle et qu'elle est d'autant plus grande que la couche annuelle est plus étroite.

La vitesse de circulation de la sève est influencée, en premier lieu, par les qualités individuelles des arbres, qui fournissent des différences appréciables, lesquelles dépendent de leur vitalité.

5. La quantité de liquide coloré absorbée par les arbres sains pendant l'unité de temps est, dans le cas des essais d'une durée de 3 heures, légèrement inférieure à la quantité de liquide absorbée dans l'unité de temps pendant les essais d'une durée de 6 heures. Pendant la nuit, l'absorption de la solution continue à la plus faible allure e de la journée.

6. La vitesse de circulation de la sève des arbres n cours de dessèchement baisse d'autant plus qu'ils sont à une phase de dessèchement plus avancée :

0,58—0,77 (0,19)	m/h	pour	les	arbres	sains								
0,40—0,43 (0,76)	m/h	„	„	„	ayant	1/4	de	la	couronne	sèche			
0,11—0,27	m/h	„	„	„	„	2/4	„	„	„	„			
0,06—0,09	m/h	„	„	„	„	3/4	„	„	„	„			

7. La quantité de liquide absorbée par les arbres est d'autant plus grande que l'arbre est à une phase plus avancée de dessèchement.

La différence entre la vitesse de circulation chez les pins à couronne desséchée, indiquée au point 5, et la marche de l'absorption de l'eau

s'expliquent par le fait qu'une partie de l'eau absorbée est retenue par le bois pour combler son déficit d'eau.

8. La vitesse de circulation de l'eau est de 3 à 5 fois plus grande dans les branches que dans le tronc.

9. Les expériences faites sur des branches trempées dans la solution colorée pendant 4, 8, 15 et 20 minutes montrent que seules les mesures faites à la 4^{e} minute ont les valeurs les plus rapprochées de celles de la circulation de la sève des branches non détachées.

10. On n'a pu établir aucun rapport entre la longueur des branches, la longueur de la portion d'une branche à aiguilles ou sans aiguilles, l'épaisseur de la branche et la vitesse de circulation de la sève.

11. On enregistre la plus grande vitesse de circulation de la sève pour les branches coupées à la base de la couronne. Elle décroît graduellement dans les branches du milieu et du sommet de la couronne.

12. Pour les branches situées au même niveau, on constate une circulation plus intense de la sève chez celles qui sont exposées au sud, par rapport à celles du côté nord de la couronne.

13. Dans les branches ayant un diamètre à la base jusqu'à 15 mm et pourvues de ramifications, la vitesse de circulation de la sève est plus élevée que dans les branches de mêmes dimensions, dépourvues de ramifications.

Dans les branches de dimensions plus grandes et ayant des ramifications, la vitesse de circulation de la sève est de beaucoup inférieure.

14. Dans les arbres, le colorant, donc la sève également, ne monte pas verticalement, mais se déplace vers la droite ou vers la gauche suivant une spirale irrégulière, due à la torsion des fibres. En calculant la hauteur correspondant à un tour complet de la spirale produite par la torsion des fibres, on a constaté qu'elle est plus grande que la hauteur à laquelle le colorant fait un tour complet. Le déplacement du colorant en sens transversal, pendant son ascension, est proportionnel à l'angle de torsion des fibres, et l'angle de déplacement du colorant est plus grand que l'angle d'inclinaison des fibres.

BIBLIOGRAPHIE

1. I. A. Müller, *Die innere Therapie der Pflanzen*, Berlin, 1926, 5.
2. A. Mathiesen, *Die Geschwindigkeit und der Verlauf des Transpirationsstromes bei der Birke*, Bull. of the Royal School of Forestry, Stockholm, 1951, *5—6*.
3. B. Huber, E. Schmitt, *Weitere thermoelektrische Untersuchungen über den Transpirationsstrom der Bäume*, Tharandter Forst. Jahrbuch., 1936, 369.
4. F. Neger, *Die Krankheit der Waldbäume*, Stuttgart, 1923.

Communiqué le 15 mai 1956

ANALYSE DES BLŰTENSTANDES DER CARYOPHYLLACEEN NEBST EINEM AUSBLICK AUF DAS GESAMTPROBLEM DER INFLORESZENZEN

VON

M. GUȘULEAC

I. KURZE ÜBERSICHT UNSERER KENNTNISSE ÜBER BLÜTENSTÄNDE ÜBERHAUPT

Man ist sich auch heute noch hinsichtlich des Blütenstandes der Familie der Caryophyllaceen, sowie der Blütenpflanzen überhaupt, im Unklaren und zwar besonders über das Verhältnis der zwei Haupttypen: Dichasium *s. l.* (Zyme) und Botrys *s. l.* (Racemus, Traube).

Vorliegende Abhandlung ist ein Beitrag zur Klärung dieses Verhältnisses und gleichzeitig der Beginn einer Revision des Infloreszenzproblems überhaupt.

Als Blütenstand oder Infloreszenz können wir jeden Zweig oder jede Gemeinschaft von benachbarten blütentragenden Zweigen betrachten, die von der vegetativen Region der Pflanze gesondert sind. Wir werden aber versuchen, diesen Begriff womöglich einzuschränken, um lange Beschreibungen der Vielheit der Blütenstände zu vermeiden, die in der verschiedensten Art vereinigt werden können.

Welcher Unterschied besteht zwischen den vegetativen Verzweigungen und der Blütenstandsverzweigung?

Gewöhnlich werden zwei Verzweigungstypen sowohl für die vegetative, als auch für die Blütenstandsregion angenommen und zwar die r a z e m ö s e und die z y m ö s e Verzweigung. Daneben werden für diese Typen auch die Ausdrücke monopodial und sympodial gebraucht, die sich aber, wie wir noch sehen werden, nur teilweise mit den razemösen bzw. zymösen decken worauf insbesondere Parkin (1914) hingewiesen hat.

Versuchen wir nun eine Definition dieser zwei Verzweigungstypen zu geben.

Die Verzweigung des vegetativen Sproßsystems der höheren Pflanzen (Spermatophyten) hat in typischen Fällen eine Hauptachse als Grundlage, in deren unterem Teile die Wachstums — und Verzweigungsenergie stark ausgeprägt ist, die allmählich gegen die Spitze der Achse abnimmt (basitone oder akropetale Verzweigung)[1]. Die Hauptachse bleibt hiebei unbegrenzt, ist den Seitenachsen übergeordnet — und setzt das Verzweigungssystem fort (botrytisches[2] Monopodium oder einfach Monopodium).

Auch in der blütentragenden Region begegnen wir einer basitonen oder akropetalen Verzweigung, bei der keine Gipfelblüte entwickelt ist, jedoch gewöhnlich alle Seitenzweige mit Blüten abgeschlossen sind. (echtes botrytisches[2] Monopodium).

In der Blütenstandsregion kommt zumindest ebenso häufig der zweite, zymöse Verzweigungstypus vor. Er beginnt mit einer einzigen Gipfelblüte (die Endblüte der Hauptachse); darunter, in den Achseln ihrer Vorblätter bildet sich je eine neue Blüte und unter diesen wieder je eine neue. DieserProzeß wiederholt sich gewöhnlich mehrfach. Da das Wachstum am Zweigende stattfindet (akrotone oder basipetale Verzweigung), ist die Hauptachse begrenzt, und in ihrem Fortwachsen durch die Gipfelblüte verhindert. Auf diese Weise entsteht ein zymöser, dichasialer Blütenstand. Wenn die Zahl der Vorblätter bzw. ihrer Achselsprosse auf eins reduziert wird, entstehen die vier monochasialen Derivate, die unter dem Namen Wickel, Schraubel, Sichel und Fächel bekannt sind. Es sind dies zymöse, monochasiale Infloreszenzen, die also sympodial aufgebaut sind, jedoch die Polarität der monopodialen — basitonen oder akropetalen — aufweisen. Diese Art der Verzweigung kommt, jedoch selten, auch bei einigen Pflanzen in der vegetativen Region vor (Linde, Buche).

Wenn wir von Blütenständen sprechen, müssen wir uns somit vor Augen halten, daß die Verzweigung des blütentragenden Teiles auf einer anderen Grundlage aufgebaut ist, als die der vegetativen Region. Die Funktion der letzteren besteht in der Blattbildung für die Assimilation und gleichzeitig für die Festigkeit (Solidität), somit mechanische Widerstandsfähigkeit der ganzen Pflanze. Die Verzweigung der blütentragenden Region ist für die Entfaltung und Schaustellung der Blüten, unter den für die Bestäubung günstigsten Bedingungen, sowie das Ausstreuen der

---

[1] Hinsichtlich der Polarität werden hier für die aufsteigende Blütenfolge nur die Ausdrücke basiton oder akropetal, für die absteigende, akroton und basipetal angewendet. Um Mißverständnissen vorzubeugen, werden die Ausdrücke basifugal und akrofugal vermieden. Der Ausdruck akropetal kann gegebenenfalls durch zentripetal ersetzt werden; basipetal deckt sich nur teilweise mit zentrifugal.

[2] Wir ziehen mit Eichler ([13], Bd. I, S. 33) den Ausdruck „botrytisch" in erster Linie in der Blütenstandsregion, dem meist üblichen „ährigen, traubigen = razemösen" vor, da man bei der Ähre und dem Razemus zunächst immer an diese zwei besonderen Formen erinnert wird, was zu Mißverständnissen führen kann. Für „Botrys" wird auch „Botryum" gebraucht.

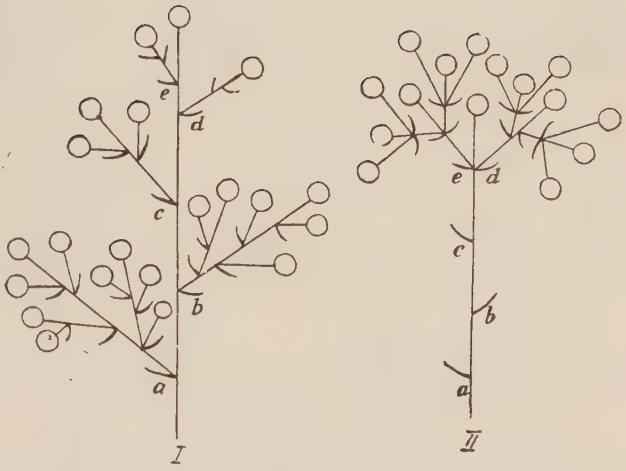


Abb. 1. — Göbels Schema, um das Verhältnis zwischen der botrytischen (I) und der zymösen (II) Infloreszenz aufzuzeigen: die Botrys ist basiton und im vorliegenden Falle mit einer Endblüte versehen; durch Reduktion ihrer Zweige *a, b, c,* verwandelt sich die basitone Botrys in eine akrotone Zyme.
Diese Theorie erklärt weder die vielfache Verzweigung der rispigen Botrys (I) (Makrobotrys), noch die Ursache der Umwandlung des basitonen Verzweigungsrhythmus der Botrys in den akrotonen der Zyme (II).

Abb. 2. — Zimmermanns Schema der „zymösen Rispe" mit wechselständigen Zweigen, die mit der „botrytischen razemösen Rispe" den basitonen Rhythmus gemeinsam hat, aber von ihr durch den gemischten Entwicklungsrhythmus der Endblüten verschieden ist: die Endblüte der Hauptachse (= Gipfelblüte) öffnet sich somit zuerst akroton (basipetal, zentrifugal); es folgen die Endblüten der Seitenzweige von unten nach oben, d. h. in akropetaler Reihenfolge. Es ist eine vielfach verzweigte Zymobotrys mit verstärktem botrytischen Rhythmus.

Früchte und Samen eingerichtet. Sie stellt somit eine womöglich der Peripherie der Pflanze genäherte, aber hiedurch gegen äußere mechanische Einflüsse weniger widerstandsfähige Verzweigung dar.

Somit erweist sich für den vegetativen Teil der Pflanze die botrytisch-monopodiale als geeigneteste Verzweigung, d.i.diejenige, deren Wachstum im unteren Teil der Achse betont ist und eine aufsteigende Zweigfolge besitzt. Für den blütentragenden Teil ist dagegen die dichasiale, zymöse oder sympodiale Verzweigung die günstigste; sie beginnt mit einer Endblüte, welche aus den Achseln ihrer Vorblätter neue Blüten treibt, die sich genau so wie die Endblüte, die sie übergipfeln, verhalten, wobei die Verzweigung sich mehrfach auf dieselbe Weise wiederholt.

In diesem Sinne kann die Botrys (oder die Traube im weiteren Sinne) als sekundäre und nur die zymöse als primäre Verzweigungsform de blütentragenden Teiles der Pflanze angesehen werden.

Wenn wir die Literaturangaben verfolgen, so stellen wir fest, daß in dieser Hinsicht grundverschiedene Anschauungen vertreten sind. Fast alle bedeutenden Morphologen nehmen ein größeres Alter für die Gipfelblüte an : (Eichler 1875, Nägeli 1884, Göbel 1931, dieser mit einigem Vorbehalt), indem sie jedoch gleichzeitig die Botrys (Traube, Rispe) als die älteste somit ursprüngliche Grundform der Blütenstände betrachten. Hier ist ein logischer Widerspruch, wie dies aus der Definition des Dichasiums Göbels (1931) ersichtlich ist.

Dieser Autor gibt folgende, für eine zymöse Infloreszenz unerläßliche, charakteristische Merkmale an-(Abb. 1) :

1. Unbedingtes Vorhandensein einer Gipfelblüte.
2. Wiederholte Bildung neuer Blüten aus den Achseln der Vorblätter.
3. Verschwinden sämtlicher Seitenzweige unter dem Dichasium.

Auch andere ältere Autoren wie : Al. Braun (1853) und Grisebach mit ihrem Schüler Rohrbach (1868) u.a., Eichler (1870), Pax (1890), leiten die Infloreszenz, somit auch das Dichasium von dem botrytischen Typus ab.

Diese Erklärung ist weder vom morphologischen, noch vom ökologischen Standpunkt aus zu verstehen.

Als Nachtrag zu dieser Theorie erscheint uns die Deutung Pilgers (1922), nach dessen Ansicht der einfachste Fall ein System von kurzen, gedrängten, beblätterten Zweigen wäre, die von je einer Blüte abgeschlossen sind. Von dieser Infloreszenz, die er beblättert nennt, leitet er eine Rispe mit zahlreichen blattlosen und eng zusammengedrängten Ästen ab, die Gruppen von Gipfel- oder Endblüten und Dichasien tragen. Eine derartige Rispe erzeugt durch Reduktion der Gipfel-oder Seitenblüten verschiedene Typen von „Thyrsen", von axillaren Infloreszenzen, einfachen terminalen Dichasien oder einer einzigen Gipfelblüte. (Siehe auch Abbildung 2.)

Zimmermann (1935) lehnt in seiner Theorie die Annahme der zwei Typen, Zyme und Botrys, als primäre und von einander unabhängige Typen ab und leitet beide von einer „zymösen Rispe" ab, die er eher auf hypothetischem Wege konstruiert, indem er u.a. den Enden seiner Rispe je ein kleines Dichasium hinzufügt (Abb. 3 *A*, *B*, *C*).

Schon vor Zimmermann hat Čelakovsky (1892) in Anlehnung an Wydler (1851) außer Botryen und Dichasien („Brachien") einen dritten, den beiden genannten, gleichwertigen Typus der „rispigen" oder „thyrsoiden" Blütenstände aufgestellt. Er nimmt diesen, aus Zymobotryen und

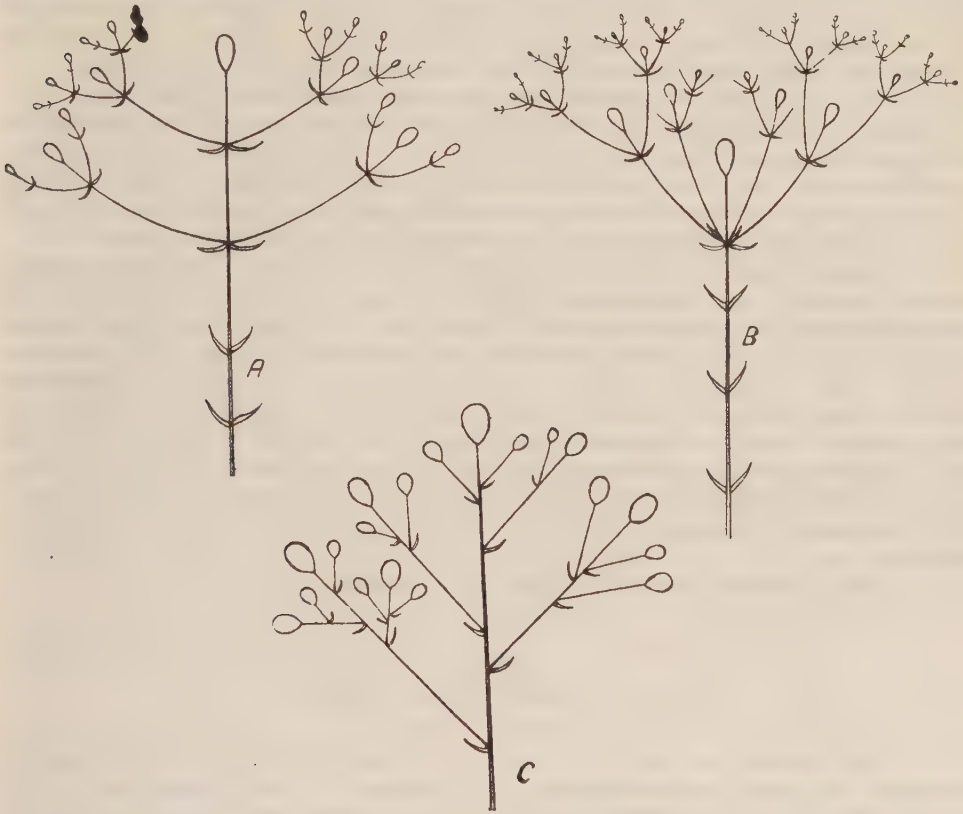


Abb. 3. — *A*. Zimmermanns Schema, das seine „Zymöse Rispe" mit gegenständigen Zweigen darstellt. Eigentlich ein terminales Dichasium von einem Paar Seitendichasien unterstützt (dekussiertes Tertian—Pleiochasium Wagners).

B. Eichlers Schema des klassischen Pleiochasiums, von Zimmermann dargestellt. Hier erkennt man die eigentliche Beschaffenheit dieser Verzweigung. Es ist eine Zymobotrys u. zw. Dichasiendolde, die aus der zymösen Rispe durch Kürzung des Internodiums zwischen dem Enddichasium und den seitlichen Dichasien entstanden ist.

C. Von Wagner dargestelltes Schema des normalen Pleiochasiums dritten Grades, das einer zymösen Rispe Zimmermanns mit wechselständigen Zweigen entspricht. Nach unserer Auffassung eine Zymobotrys dritten Grades.

In allen Abbildungen ist die Reihenfolge der Öffnung der Blüten durch ihre Größe schematisch angezeigt.

Botryozymen zusammengesetzten Mischtypus als allgemeinsten, ursprünglichen Blütenstand an „aus welchem durch verschiedene Reduktionen logisch und teilweise wenigstens phylogenetisch einerseits Botryen ande-

rerseits die Brachien abzuleiten sind" (S. 348). Allerdings können nach diesem Autor auch die Botryen und Brachien ursprünglich sein.

Während alle Theorien, die zwei letzten ausgenommen, die Botrys an erste Stelle setzen und die Zyme als sekundäres Produkt derselben in der Entwicklung der Blütenstände betrachten, kommt Wagner (1901, 1917), zu dem Schluß, daß in vielen Fällen (von mir gesperrt, — *M. G.*) die botrytischen (razemösen) Infloreszenzen als von den zymösen abzuleiten sind. Erst Parkin (1914) verallgemeinert diesen Gedanken in seiner Theorie über die Entwicklung der Infloreszenzen, indem er zeigt, daß bei den Angiospermen, die mit einer einzigen Gipfelblüte versehene Pflanze als einfachste, primitivste Form der Infloreszenz anzusehen ist. Aus dieser ist das Dichasium entstanden, die einfachste wirkliche Infloreszenz, aus der der Verfasser reichhaltigere Gruppen durch Bildung zusätzlicher Zweige in den Achseln der Seitenzweigblätter ableitet.

Takhtadjan (1948) nimmt die Theorie Parkins auf, zeigt bei verschiedenen Familien die Bedeutung des Dichasiums und läßt die Theorie des Ursprungs der Infloreszenz aus der Gipfelblüte zu. Dieser Verfasser nimmt jedoch an, daß einige Blütenstände der Monokotyledonen auch aus axillaren, nicht terminalen Blüten abgeleitet werden könnten. Rosanowa (1949) bringt einen wertvollen Beitrag zur Kenntnis der Infloreszenzen der Gattungen *Fragaria*, *Potentilla*, *Alchemilla*, *Rosa* und *Rubus*, indem sie fünf Infloreszenztypen dichasialen Ursprungs beschreibt. Rickett (1944) hat Beiträge zur Kenntnis der Dichasien der Gattungen *Crataegus* und *Philadelphus*, Woodson (1935) zu denen der Familie der *Apocynaceae* geliefert.

Beide Autoren sind Anhänger der Parkinschen Theorie.

II. DIE INFLORESZENZ DER CARYOPHYLLACEEN IM LICHTE DER ALTEN IDEALISTISCHEN MORPHOLOGIE

Die Familie der Caryophyllaceen (Nelkengewächse) ist durch gegenständige Blätter, pentazyklische und pentamere Blüten, sowie durch zentrale, aus einer zentralwinkelständigen Anordnung der Karpelle entstandenen Plazentation (*Centrospermae*) charakterisiert.

Nach der Phyllotaxistheorie Schimpers (1835) und Brauns (1835), welche die „generative oder Grundspirale" der Blätter auch in der Blütenregion verfolgten, sind die zwei gegenständigen Blätter, die unter der Gipfelblüte der Caryophyllaceen stehen ihrem Verhältnis zum 1. und 3. Kelchblatt der Endblüte entsprechend, mit (α) und (β) oder „unteres" und „oberes" bezeichnet. „Oft begegnen nun", schreibt Eichler [13][1] unter dem Einfluß der Schimper-Braunschen Theorie „unter der Gipfelblüte, aus den Achseln der letztvoraufgehenden Blätter, gerade nur zwei Cymen und es gewährt dies ganz das Aussehen eines terminalen Dichasiums. So wird es auch gewöhnlich beschrieben; der Unterschied zeigt sich aber

[1] 1878, Bd. II, S. 117.

nicht nur darin, daß die dem morphologisch unteren Tragblatte[1] angehörige Cyme die vorgeschrittene ist, sondern auch in dem Umstande, daß die beiden Cymen nicht, wie es bei einem echten Dichasium der Fall sein müßte, konstant einander gegenläufig sind, sondern zwischen Homo-und Antidromie abwechseln[2]. Wir haben demnach hier in Wirklichkeit eine mit Gipfelblüte begrenzte zweistrahlige Cymentraube vor uns" (Abb. 4 *A*, *B*, *C*.).

Daraus ersieht man klar, daß Eichler das Vorhandensein eines terminalen Dichasiums bestreitet und nur die seitlichen zugibt, obwohl er im selben Band einige Zeilen vorher angibt, daß die Blütenstände der Caryophyllaceen terminale und axillare (von mir gesperrt,— *M.G.*) Zymen sind. Derselbe Autor hatte 3 Jahre früher im selben Werk [13][3] das Vorhandensein der terminalen Dichasien anerkannt und hierbei die Blätter unter der Gipfelblüte den Vorblättern im Inneren eines Dichasiums gleichgestellt. Er stellt, ähnlich wie Wydler (1851) als Richtschnur für das Dichasium der Caryophyllaceen die „Homodromie" des unteren, gleichzeitig verspäteten Zweiges (α) mit der Hauptachse fest, während für den oberen Zweig aus (β) die „Antidromie" und gleichzeitige vorgeschrittene Entwicklung angenommen wird.

Es kann nicht geleugnet werden, daß bei fast allen Caryophyllaceen, trotz Gleichheit und gegenständiger Anordnung ihrer Blätter, die aus den Achseln der der Endblüte vorausgehenden Vorblätter und die aus den Achseln der Brakteen hervorgehenden Zweige ungleich und asymmetrisch gelegen sind, wobei ihre Symmetrie nur nach dem Abblühen und dies nur in einigen Fällen wiederhergestellt wird. Nur selten finden wir eine ausgesprochenere Symmetrie, wie bei *Silene muscipula* (Abb. 10), welche uns sofort als Muster eines typischen Dichasiums erscheint. Gewöhnlich gibt es keine Regel, weder was die Homodromie, noch die Verspätung für das Vorblatt (α), sowie das Gegenteil für (β) anbelangt.

Bei *Melandrium album*, das auf dem Wiesengelände des Botanischen Gartens von Bukarest sehr häufig wächst, konnte ich Ende April 1952 folgende Fälle beobachten:

Beim Exemplar *A* war der Zweig aus (α) antidrom und vorgeschritten (10 cm), im Vergleich zu dem aus (β), um 5 cm; ähnlich vorgeschritten war bei einem zweiten Exemplar *B* der Zweig aus (α) 16 cm und antidrom im Vergleich zu dem aus (β) um 12 cm; bei einem dritten Exemplar *C* war der antidrome Zweig aus (α) um 17 cm, der aus (β) um 16 cm; in einem vierten Fall *D* war jedoch der Zweig aus (α) homodrom und verzögert um 14,50 cm im Vergleich zu dem aus (β) von 16 cm.

Eine weitere Eigentümlichkeit der älteren idealistischen Morphologie ist die Erklärung der „Vorblätter", ihr Vergleich mit anderen Formen von Hochblättern, sowie auf Grund jener Erklärung, die Aufstellung eines

[1] „Das Blatt liegt bei pentameren Blüten auf der Seite von Sepalum 1", also dem ersten Kelchblatt der Endblüte gegenüber.

[2] Antidrom = mit entgegengesetzten Richtungen der Vorblätter an zwei gegenständigen oder konsekutiven Zweigen: homodrom mit der gleichen Richtung.

[3] 1875, Bd. I. S. 36

Abb. 4. — *A*. Schematische Abbildung eines einfachen, dreiblütigen, für einige Caryophyllaceen charakteristischen Blütenstandes.

B. Schema eines vielblütigen Dichasiums als Blütenstandstypus einiger Caryophyllaceen.

C. Schema eines vielblütigen asymmetrischen Dichasiums *s.l.* (Polychasium), das seine dichasialen Zweige ungleich entwickelt und den Anschein einer einzigen Hauptachse erweckt, die mit einer Gipfelblüte bzw. mit dem Gipfeldichasium IV + endigt und mit drei seitlichen akroton angeordneten Doppelzweigen versehen ist : I begleitet von III_1 + ; II + begleitet von III— ; III + begleitet von Dichasium IV—. Die römischen Ziffern geben die Verzweigungsgrade : II +, III +,. . ., vorgeschrittene dichasiale Zweige ; II—, III—,..., verzögerte dichasiale Zweige (Guşuleac in : *Flora R.P.R.*, Bd. II, 1953, S. 146).

neuen Typus des Dichasiums, genannt „*Pleiochasium*"[1] der dem Dichasium (und Monochasium) gleichwertig sein sollte (Abb. 3 *B*).

Wenn auch Eichler seinen Pleiochasien nur geringes Interesse entgegenbringt, so hat sich dennoch das Wort in der Morphologie eingebürgert und immer mehr ausgebreitet, wobei es aber mit der Zeit einen anderen Sinn erhalten hat, als den, der ihm von seinem Autor gegeben wurde. Wenn wir bei den Caryophyllaceen dem Worte Pleiochasium begegnen, verstehen wir darunter eine Zymobotrys, auf die wir weiter unten zurückkommen (Abb. 3, *A*, *C*).

Als Folge der Nichtbeachtung der unabhängigen Dichasien, sowie ihrer Verwechslung mit Botryen ist eine neue Unzulänglichkeit entstanden, und zwar die Einteilung der Blütenstände in „einfache" und „zusammengesetzte", bei der jedoch zu den „einfachen" auch komplexe Zymobotrien gezählt und hiebei verwandte Gruppen auseinandergerissen wurden.

Bevor wir die Hauptformen des Wachstums und der Verzweigung der Blütenstände der Caryophyllaceen besprechen, wollen wir versuchen, einige Begriffe der Terminologie festzulegen, weil beinahe keiner der gewöhnlichen Fach- und Kunstausdrücke von den verschiedenen Autoren, im gleichen Sinne angewendet werden . Ihre endgültige Vereinheitlichung kann nur von einem kompetenten Forum in botanischen Kongressen erzielt werden.

Wir werden in Anlehnung an Eichler [13], das Wort „Botrys" „Botryum" oder „Razemus" für einen aus der Hauptachse mit zahlreichen koordinierten Seitenzweigen zusammengesetzten Blütenstand anwenden, wobei die Seitenzweige einfach bleiben oder aber mit Betonung des basalen Teiles sich ihrerseits wieder verzweigen. Für den letzteren Teil schlagen wir den Ausdruck „Makrobotrys" oder „Polybotrys" vor, während für die einfache Verzweigung, die nur aus der Hauptachse und einer Reihe von Seitenzweigen gebildet wird, der Ausdruck „Mikrobotrys", „einfache Botrys" (und nur im speziellen Falle „einfache Traube") verwendet werden kann. Mikrobotryen sind auch die übrigen Derivate wie Traube (*racemus s. str.*), Ähre, Schirmtraube, Dolde, Köpfchen. „Makrobotrys" deckt sich teilweise mit dem Begriff „Rispe", welche aber auch andere Typen umfasst.

Die Ausdrücke „Zyme", „zymös", werden als Fachausdrücke gleichzeitig mit „Dichasium" *s.l.* oder „bipare Zyme" verwendet werden.

Für das dreiblütige Dichasium wurde der Ausdruck „einfaches Dichasium" vorgeschlagen (Kaden, 1947), während für das Dichasium mit wiederholter Verzweigung „Polychasium" oder vielblütiges Dichasium von uns vorgeschlagen wird. Hierbei wäre der Unterschied vom „Pleiochasium" zu beachten, der einen besonderen Fall der Zymobotrys bildet und eigentlich eine Dichasiendolde darstellt (Abb. 3 *B*) (Vergl. Göbel [16]).

---

[1] Nach der Meinung des Autors selbst, ein Name, der hauptsächlich der Analogie mit dem verbreiteten alten Wort Dichasium zuliebe gebildet wurde.

„Zymobotrys"[1] in unserem Sinne ist ein terminales Dichasium, auch wenn es auf eine einzige Blüte reduziert, jedoch stets durch monopodial angeordnete Seitendichasien verstärkt ist.

Für zweiblütige Monochasien wurde der Ausdruck „einfaches Monochasium" vorgeschlagen, um sie von den drei- bis vielblütigen Monochasien zu unterscheiden (Kaden, 1951). Zu beachten ist die Tatsache,

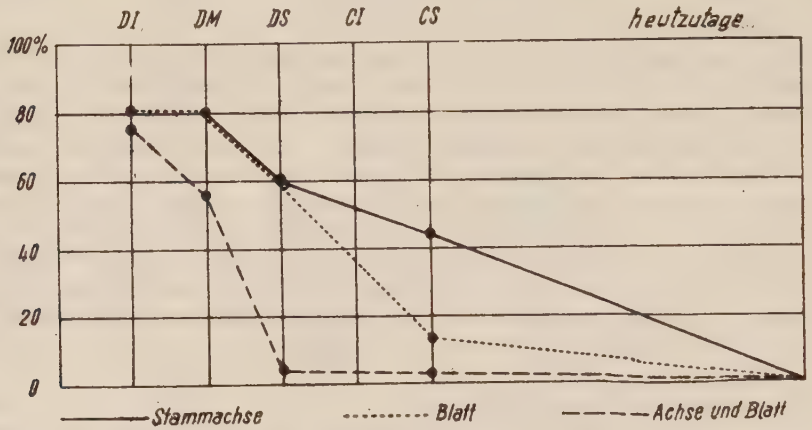


Abb. 5. — Die Reduktion der dichotom-gabelig verzweigten Organe im Laufe der geologischen Zeitalter:

DI unteres Devon; DM mittleres Devon; DS Oberes Devon; CI unteres Karbon; CS Oberes Karbon (Nach Zimmermann).

daß die Monochasien , welche ihrer Herkunft nach Sympodien sind, in ihren entwickelteren Formen sich von den echten botrytischen Monopodien nur durch ihre Genesis unterscheiden lassen und monochasiale „Sympodien" darstellen (Pax, 1890).

Es sei hier erwähnt, daß auch heutzutage noch (Olteanu, 1947) der Ausdruck „dichotom" gebraucht wird, der längst aus der Morphologie der höheren Pflanzen verschwunden ist und nur für blütenlose Pflanzen und Farne (Thallophyten und Pteridophyten) angewendet wird. Dennoch ist er strukturell morphologisch, dem Dichasium näher als dem botrytischen Typus. Diese Meinung stimmt gut mit einer eventuellen Hypothese überein, der zufolge die dichasiale Verzweigung mit der dichotomischen verwandt ist und direkt von dieser alten Verzweigung abstammt, die bis zu Anfang des unteren Devon zurückreicht.

[1] Guillard [19] (1857) hat diesen Ausdruck neben vielen anderen eingeführt, um eine besondere Terminologie für Infloreszenzen im weitesten Sinne zu schaffen. Sein System ist sehr kompliziert und hat sich nicht eingebürgert. Eichler ([13] Bd. I, S. 41) verwendet den Ausdruck für einen Blütenstand, der aus einer Botrys im ersten Grad und einer Zyme im zweiten Grad zusammengesetzt ist.

Abbildung 5 zeigt insbesondere die Reduktion der dichotomen echten (zweigabeligen) Verzweigung der Achse und der Blätter im Laufe der geologischen Zeitalter.

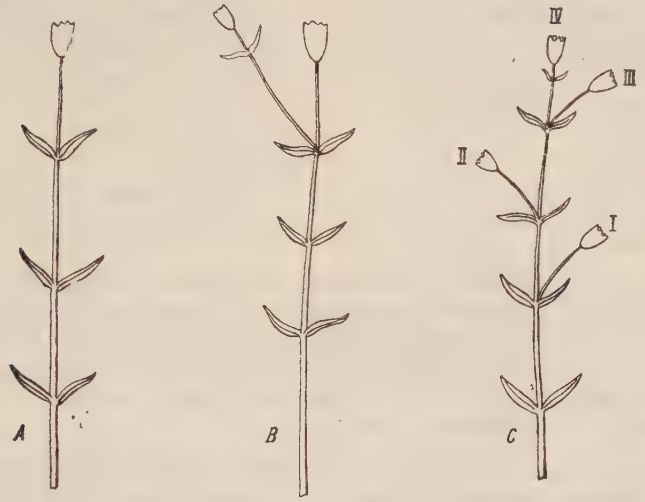


Abb. 6. — Schema der reduzierten Dichasien der Caryophyllaceen.

A. Dichasium auf dem einblütigen Stadium zurückgeblieben (einblütiges Monochasium). — *B.* Einfaches Dichasium mit einem Arm. — *C.* In eine Wickel umgewandeltes Dichasium.

III. DIE HAUPTWUCHSFORMEN DER INFLORESZENZEN DER CARYOPHYLLACEEN

Wenn wir die Hauptformen der Blütenstände der Caryophyllaceen genauer betrachten und sie miteinander vergleichen, überrascht uns in erster Linie die große Zahl der Gattungen aus der Unterfamilie der Alsinoideen mit einfachen drei- bis zweiblütigen terminalen Dichasien oder zwei- bis einblütigen terminalen Monochasien, ohne jegliche Ergänzung durch Seitendichasien. Die von Anfang an unsymmetrischen Blütenstände bewahren (auch weiter) ihre Asymmetrie oder sie werden mehr oder weniger symmetrisch[1].

[1] Die Beobachtungen wurden in erster Linie an lebenden Pflanzen gemacht, die spontan oder kultiviert im Botanischen Garten von Bukarest gedeihen und nur selten wurden auch Exsikkata oder in Alkohol konservierte Exemplare zur Untersuchung herangezogen. Zu ihrem Nachweis wurden auch die bekannten illustrierten Werke wie Reichenbach, *Icones Fl. germ*; Schlechtendal u. Lang, *Fl. v. Dtschl.*; Hegi, *Illustr. Fl. Mitteleur.*; Jávorka, *Magy. Fl.*; *Flora R.P.R.*, Band I. und II., verwendet.

a) Terminales Dichasium aus drei bis zwei Blüten zusammengesetzt (Abb. 4 *A*; Abb. 6 *B*).

Minuartia laricifolia Schinz et Thell.
— *biflora* Schinz et Thell.
— *viscosa* Schinz et Thell.
— *austriaca* Hay.
— *flaccida* Schinz et Thell.
— *setacea* Hay, var. *banatica* Hay.
Moehringia diversifolia Doll.
Sagina ciliata Fries
Cerastium alpinum L.
arvense L.
— *banaticum* Heuff.
— *lanatum* Lam.
— *tomentosum* L.

b) Gipfelmonochasium ein-bis zweiblütig (Abb. 6 *A*, *B*).

Minuartia laricifolia Schinz et Thell.
— *capillacea* A. et. G.
— *biflora* Schinz et Thell.
Moehringia ciliata Dalla Torre
Sagina ciliata Fries.
— *Linnaei* Presl.
— *maritima* G. Don
— *glabra* Fenzl
Cerastium alpinum L. var. *glabrum* Hartm.
— *candidissimum* Corr.
— *latifolium* L.
Arenaria leptoclados Guss.

Eine große Zahl der *Alsinoideae*, zu denen einige *Paronychioideae* hinzukommen, ist durch Blütenstände in Form von Gipfelpolychasien charakterisiert. Auch hier sind die Verzweigungen gewöhnlich asymmetrisch oder sie werden besonders in fortgeschrittenen Stadien wieder symmetrisch. Mit dem Übergang des einfachen Dichasiums in ein Polychasium erscheinen oft auch seitliche Ergänzungszweige.

a) Gipfelpolychasien ohne andere seitlich ergänzende (Abb. 4 *B*).

Malachium aquaticum Fries.
Minuartia stricta Hiern.
Moehringia muscosa L.
Stellaria media Sm.
— *nemorum* L.
— *graminea* L.
Cerastium Lerchenfeldianum Schur
— *caespitosum* Gilib.
— *semidecandrum* L
— *carinthiacum* Vest
— *anomalum* W. et K.
— *brachypetalum* Desp.
— *silvaticum* W. et K.
— *santicum* Beck
— *subtriflorum* Hut.
— *tetrandrum* Curt.
— *repens* L.
Arenaria montana L.
Moenchia mantica Bartl.

b) Gipfelpolychasien mit ergänzenden seitlichen Polychasien.

Minuartia laricifolia Schinz et Thell.
— *tenuifolia* Hiern.
— *setacea* Hay.
— *viscosa* Schinz et Thell.
— *verna* Hiern.
Moehringia diversifolia Doll.
Cerastium insubricum Morett.
Scleranthus dichotomus Schur.
Arenaria serpyllifolia L.
— *graminifolia* Schrad.
— *ciliata* L.

Von den *Paronychioideae* : *Spergula arvensis* L., (bei der das seitliche Polychasium nicht immer entwickelt ist).

Polycarpon tetraphyllum L.

Auch bei den *Silenoideae* sind die Fälle mit einfachen Gipfeldichasien oder Gipfelpolychasien häufig genug und es werden insbesondere die ersteren durch seitliche Dichasien bzw. Polychasien ergänzt (Plerochasien).

a) Gipfeldichasien drei-bis zweiblütig oder Monochasien zwei-bis einblütig (Abb. 4 *A*; Abb. 6 *A*, *B*).

Behen maritimus Wrth.
Melandrium Elisabetae Rohrb.
— *Zawadzkyi* A. Br.
Saponaria pumila Janch.
Polyschemone nivalis Sch., Nym., Ky.
Silene conica A. Br.
— *flavescens* W. et K.
— *cordifolia* All.
— *graminea* Vis.
— *saxifraga* L.
— *Hayekiana* H.— Mazz. et Janch.
— *dinarica* Spreng.
— *acaulis* L.
— *multicaulis* Guss.
— *rupestris* L.

b) Gipfeldichasien drei-bis zweiblütig oder Monochasien zwei-bis einblütig, ergänzt mit Seitendichasien (Abb. 7).

Agrostemma Githago L.
Melandrium viscosum Col.
Polyschemone nivalis Sch., Nym., Ky.
Heliosperma alpestre Rchb.
Lychnis coronaria Desr.
Silene cretica L.
— *Lerchenfeldiana* Bmgt.
— *nutans* L.
— *catholica* L.
— *paradoxa* L.
— *viridiflora* L.
— *bellidifolia* Jacq.
— *italica* Pers.
— *multiflora* Pers.
— *tatarica* Pers.
— *densiflora* D'Urv.
— *otites* Wib.
— *longiflora* Ehrh.
— *villosa* Forsk.
— *Frivaldszkyana* Hampe

Die zweiblütigen bzw. einblütigen Monochasien verwandeln sich in vielblütige Monochasien und bilden sehr regelmäßige Wickel (Abb. 6 *C*) bei *Silene gallica* L., *nocturna* L., *S. trinervia* Seb. et M., *S. cerastioides* L., *S. coelirosa* A. Br. von denen alle (seltener *Silene gallica*) mit Bereicherungszweigen[1], welche sich von den Endmonochasien durch Entwicklung der Blätter im unteren Teil der Zweige oder durch Blüten, die weit hinter denen der Infloreszenzen zurückgeblieben sind, unterscheiden.

Eine andere Komplikation dieser artenreichen Silene-Gruppe wird durch die Entwicklung eines monochasialen Zweiges unter der ersten Endblüte der primären Achse hervorgerufen, z. B. bei *Silene sedoides* und vielleicht auch bei *Silene dichotama*.

Bereicherungszweige, welche gewöhnlich die Infloreszenzen nachahmen, indem sie sich unter ihnen entwickeln, kommen sehr unregelmäßig bei *Silene apetala* vor und vermischen sich sogar mit den seitlichen Ergänzungsdichasien[2].

Es folgen *Silenoideae* mit Gipfelpolychasien, mit oder ohne polychasiale bzw. dichasiale Seitenzweige.

[1] Gewöhnlich erscheinen die Bereicherungszweige (nicht zu verwechseln mit den Ergänzungszweigen, die als Bestandteil der Infloreszenz am besten als Plerochasien (πληροῦν = ergänzen) zu bezeichnen wären) unmittelbar unter den Infloreszenz (= Ergänzungs)-zweigen und werden gegen die Basis des Stengels (oder der Zweige) immer kleiner (Abb. 12); sie können sich auch aufsteigend entwickeln, indem sie sich gegen die Spitze immer mehr verlängern, bis sie den unteren Durchmesser der über ihnen gelegenen Infloreszenz erreichen und diese in harmonischer Weise vervollständigen. Wenn wir auch diese Bereicherungszweige in den Begriff der Infloreszenz einschließen würden, wie es einige Autoren tun, würde die Begriffsbestimmung der Infloreszenz an Präzision und Klarheit verlieren.

[2] Siehe obige Fußnote.

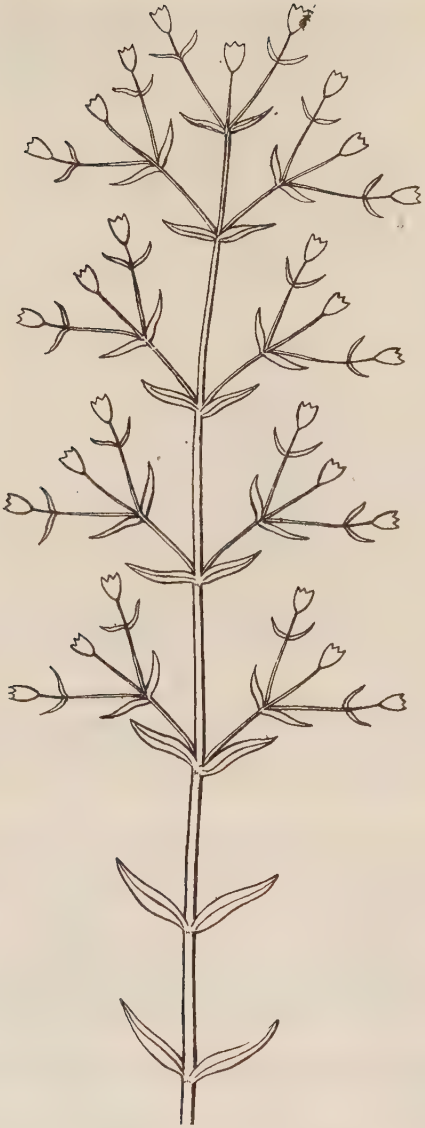


Abb. 7. — Schema einer Zymobotrys aus der Unterfamilie der *Silenoideae* mit Ergänzung des Gipfeldichasiums durch vier Paare von Seitendichasien, somit eine offensichtliche Verschmelzung des zymösen Verzweigungsrhythmus mit dem des botrytischen (razemösen), ohne ausgesprochene Anordnung hinsichtlich der Größe und der Öffnung der Dichasienblüten.

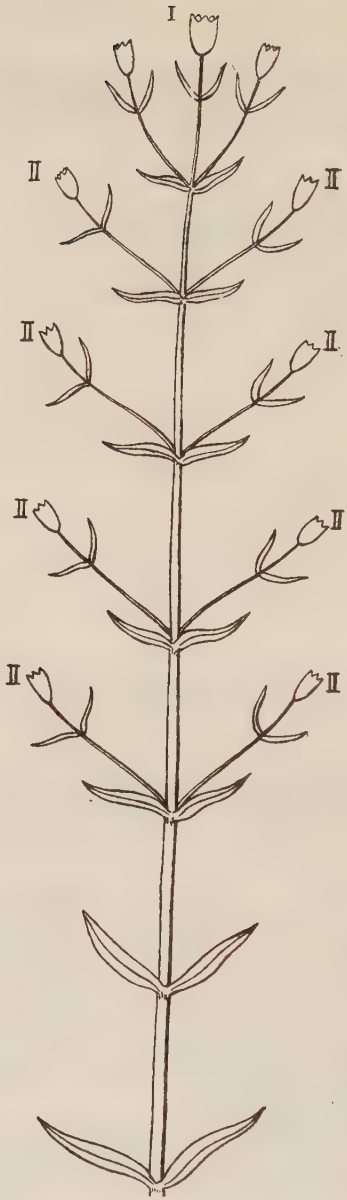


Abb. 8. — Schema einer Pseudobotrys, die aus der Zymobotrys (Abb. 7) durch Reduktion aller Dichasien auf je eine einzige Endblüte entstanden ist: I Gipfelblüte der Hauptachse,

II ... II = Endblüten der Seitenachsen. Wenn die Gipfelblüte I unentwickelt bleibt, erhalten wir ein Stadium, welches gänzlich einer razemösen „Eubotrys" gleicht.

a) Gewöhnlich ohne Ergänzung durch seitliche Dichasien (Abb. 4 *B*, 4 *C*, 10.

Behen vulgaris Mnch.
— *csereii* Guşul.
Silene sedoides L[1]
— *muscipula* L. (Abb. 10)
Melandrium rubrum Garcke
— *album* Garcke
— *nemorale* A. Br.
Heliosperma quadrifidum Rchb.
— *alpestre* Rchb.
Drypis spinosa L. (Siehe unten).

b) Mit seitlichen, ergänzenden Dichasien (Abb. 11).

Vaccaria pyramidata Med.
Saponaria officinalis L.
— *ocymoides* L.
Gypsophila muralis L.
— *altissima* L.
— *repens* L.
— var. *montana* Rchb.
— *fastigiata* L.
— *paniculata* L.
Lychnis flos cuculi L.
Viscaria vulgaris Röhl.
Silene rupestris L.
— *linicola* Gmel.
— *armeria* L.
— *apetala* W.
— *portensis* L.
— *catholica* Ait.
— *fructicosa* L.
— *italica* var. *nemoralis* W. K. (Abb.12)
Cucubalus baccifer L.

Bei einigen mit den in der letzten Gruppe aufgezählten verwandten Arten ist das Gipfeldichasium zusammen mit den seitlichen in Köpfchen vereinigt:

Silene compacta Fisch.
— *Sendtneri* Bois.
Lychnis flos Jovis Desr.
Saponaria lutea L.
Saponaria bellidifolia Sm.
Gypsophila petraea Rchb.
Viscaria alpina G. Don.
Drypis spinosa L.

Bei *Tunica prolifera* Scop. ist das Gipfeldichasium, bzw. das Polychasium auf 5 Blüten reduziert, die vollständig von den zwei der 6 Hüllschuppen eingeschlossen sind (Abb. 13). Bei *Tunica saxifraga* Scop. und allen Arten der Gattung *Dianthus* ist das Gipfeldichasium auf eine einzige Blüte reduziert, und nur selten findet man noch Spuren von Dichasien in den Achseln der Hüllschuppen des Kelches. Diese, auf eine einzige Blüte reduzierten Blütenstände stehen entweder allein oder sind gewöhnlich von einer großen Zahl von Bereicherungszweigen begleitet.

Außer diesen *Silenoideae* sind hauptsächlich die Gattungen der *Paronychioideae*: *Paronychia*, *Herniaria*, *Illecebrum*, sowie einige *Scleranthus*-Arten aus der Unterfamilie der *Alsinoideae* durch teilweise Vereinfachung und Häufung der Blüten und Frucht in zymöse axillare Knäuel gekennzeichnet. Bei *Pteranthus* und *Cometes*, zwei tropischen Gattungen sind ein Teil der Blüten und Brakteen in Vorrichtungen für den Samentransport umgewandelt. Die axillaren Knäuelchen, z. B. bei *Herniaria* erinnern an die einiger Labiaten.

[1] Mit einem Zweig des Gipfelpolychasiums, in ein vielblütiges Monochasium verwandelt.

IV. DIE NATÜRLICHE DIALEKTISCHE ERKLÄRUNG DER BLÜTENSTÄNDE DER CARYOPHYLLACEEN IM VERGLEICH ZUR ALTEN, IDEALISTISCHEN AUFFASSUNG

Von den hier aufgezählten Arten werden wir nur die bemerkenswerteren als Beispiele für den Nachweis einer natürlichen Erklärung der Caryophyllaceenblütenstände auswählen. Vor allem überrascht uns die große Zahl mit terminalem Dichasium, ohne Spuren von seitlichen Dichasien.

Das stärkste Wachstum weisen die Arten der Unterfamilie der *Silenoideae* auf. *Silene muscipula* L. stellt ein lebendes Muster eines verlängerten symmetrischen Polychasiums, d.i. vielblütigen Dichasiums dar (Abb. 10). Einige Arten von *Behen vulgaris* und insbesondere die endemische Art *Behen Csereii*, sowie *Melandrium nemorale* zeichnen sich durch ihre sehr kräftige, gleichzeitig asymmetrische, jedoch mehr oder minder regelmäßige Entwicklung aus.

Aber auch bei den *Alsinoideae*, welche in der Mehrzahl der Fälle aus einjährigen und schwächlicheren Arten bestehen, finden wir große Polychasien, wie bei *Stellaria graminea*, *S. media*, *S. nemorum*, *Malachium aquaticum* (wenig asymmetrisch); bei *Cerastium semidecandrum*, *C. carinthiacum* jedoch kleinere, dafür regelmäßigere Polychasien.

Als zweites wichtiges Merkmal ist das Auftreten von *ergänzenden seitlichen Dichasien* (= Plerochasien) beachtenswert; bei einigen Arten nur einzeln und diese gewöhnlich nur zeitweise: *Minuartia laricifolia*, *Moehringia trinervia*, *Silene conica*, *Lychnis flos cuculi*; bei anderen, wie *Arenaria graminifolia* kleinere, jedoch betonte.

Bei der Gattung *Silene* unter den *Silenoideae* können wir die ganze Reihe der Entwicklung und die Mannigfaltigkeit der seitlichen Dichasien, sowie die Entfaltung ihrer Blüten studieren. Wenn die Zahl der ergänzenden Dichasien klein ist[1], erscheinen und öffnen sich die Blüten mehr oder weniger absteigend. Auch bei einigen Arten mit sehr verlängerten Seitenzweigen, wie bei *Silene catholica*, *S. italica* var. *nemoralis* (Abb. 12) verläuft die Entwicklung der Dichasien und die Entfaltung der Blüten in unregelmäßiger Weise. Wenn aber die Zahl der Dichasien sich sehr vergrößert, wie bei *Silene tataria*, *S. multiflora*, *S. Frivaldszkyana*, tritt als natürliche Folge eine mehr oder minder unerläßliche akropetale Reihenfolge der Endblüten der Seitendichasien auf. Während die Blüten der unteren Dichasien längst Früchte tragen, sind die letzten Blüten der oberen Dichasien noch nicht entfaltet.

Bei diesen Arten entwickelt sich die Endblüte des apikalen Dichasiums der Hauptachse als letzte oder eine der letzten. Die unteren Dichasien sind somit kräftiger und stärker verzweigt. Die Verzweigung wird gegen die Spitze allmählich schwächer, so daß die Dichasien mit ihrem

[1] Wir haben hier in erster Linie die Endblüten der terminalen Dichasien vor Augen; die seitlichen zweiten oder dritten Grades öffnen sich seitlich axillar immer nach den Endblüten des Dichasiums.

zymösen Rhythmus gleichzeitig auch einen anderen Rhythmus, dem botrytischen folgen (Abb. 9).

Es erfolgt eine innige *Verschmelzung* beider Typen, von denen einmal der *zymöse*, ein andermal der *botrytische* in den Vordergrund tritt.

Wir müssen hier insbesondere die Tatsache hervorheben, daß sowohl die seitlichen, als auch die Gipfeldichasien hinsichtlich der Blütenzahl sehr stark variieren und dies hauptsächlich bei den *Silenoideae*. So sahen wir, wie einige Arten von *Gypsophila*, außer einem Gipfelpolychasium, das vielgabelig und äußerst sparrig entwickelt ist, viele seitliche Ergänzungszweige hervorbringen, die dieselbe äußerst sparrige Form aufweisen. Am anderen Ende der Variationsreihe der *Silenoideae* stehen Formen, die sowohl ihr Gipfeldichasium, als auch die seitlichen, ergänzenden auf je eine *einzige Blüte*, wie bei *Silene longiflora* (Abb. 8) reduzieren. Diese sind somit nichts anderes als Reste der reduzierten Dichasien. Dies geht auch aus den Versuchen älterer Autoren hervor, die wie Rohrbach [39] schwache Exemplare von *Silene chlorantha* mit botrytisch angeordneten einblütigen Zweigen mit kräftigeren Exemplaren mit ebenfalls botrytisch angeordneten 3—7 blütigen Zweigen vergleichen. Rohrbach zeigt, daß aus gezüchteten Exemplaren und aus dem Vergleiche mit einigen Übergangsformen der Schluß gezogen werden kann, daß auch die perennierenden Arten mit einfachen dreiblütigen Dichasien, ebenso wie die einblütigen z. B. *Silene acaulis* und verwandten Arten, durch Hemmung der Fortsetzung der Verzweigung der letzten „Gabeln" und keineswegs aus den unteren Zweigen der Hauptachse, hervorgegangen sind. Als Beweis führt er *Silene flavescens* an, die gewöhnlich einblütig, an gezüchteten Exemplaren hingegen (Abb. 6 *A*, *B*) ein vollständiges Dichasium bis zu Zweigen dritten Grades (Abb. 4 *B*) entwickeln; ferner den Umstand, daß auch gewisse andere, normal einblütige Arten von *Silene* in den Achseln der Vorblätter — die niemals fehlen — Blütenzweige, wenn auch rudimentäre, entwickeln. Das geht auch, wie uns Rohrbach zeigt, aus der Verwandtschaft vieler alpinen Pflanzen, wie *Silene rupestris*, *S. Lerchenfeldiana* u. a. hervor.

Aber derselbe Autor [35] hat keine zwingenden Schlüsse aus seinen Beobachtungen und Kulturen gezogen, weil er den Standpunkt vertritt, daß eine Traube[1] auch durch eine Endblüte abgeschlossen sein kann und wir daher nicht imstande sind, eine cyma dichotoma terminalis von einer mit Gipfelblüte versehenen Traube, die sich weiter auszweigt (sic !) zu unterscheiden. „Verkümmern nun sämtliche Seitenzweige der Traube bis auf die beiden oberen, wonach soll man dann entscheiden, ob diese entstandene dreiblütige Infloreszenz zur Traube oder zum Dichasium zu rechnen ist?" und weiter: „man vergleiche z.B. magere Exemplare

[1] Traube (Botrys) ist bei strenger Definition ein Monopodium, dessen relative Hauptachse sich weiter verlängert und nicht von einer Blüte abgeschlossen ist, sondern, weiter wachsend, seitliche Blüten abgibt. Beim Dichasium, dem Typus der zymösen, dichasialen Infloreszenz hingegen findet bald ein Abschluß der Hauptachse durch eine Blüte statt und die Vermehrung (Ergänzung) der Blüten wird durch Seitensprosse bewirkt, welche sich unter der Endblüte entwickeln. Somit ist „eine mit Gipfelblüte versehene Traube, die sich weiter auszweigt" nach unserer Ansicht eine *contradictio in adjecto*.

von *Silene chlorantha*: Traube mit einblütigen Zweigen mit stärkeren: Traube mit 3—7 blütigen Zweigen". Auf Grund dieser Betrachtungen kommt der Autor zum Schlusse, daß die Grundform der Infloreszenz der Gattung Silene die traubige ist[1].

Dieser Autor verwechselt somit die zwei Haupttypen der Infloreszenz, was zur Unmöglichkeit führt, Zymen (Dichasien) von Botryen (Trauben), sowie einfache Formen von Mischformen (zusammengesetzten Infloreszenzen u. a.) zu unterscheiden.

Dies folgt auch aus der Charakterisierung, welche uns ein anderer, klassischer Autor, Eichler [13][2] für die Infloreszenz der *Caryophyllaceae* gibt: „Was die Infloreszenzen anbelangt, so sind diese allermeist entweder einfache terminale oder axillare Cymen oder durch Verwandlung der Trag- in Hochblätter botrytische Aggregationen von solchen, gewöhnlich von Gipfelblüte abgeschlossen. Ihre Gestalt ist sehr variabel und ebenso ihr Blütenreichtum; zuweilen sind sie sozusagen auf die Gipfelblüte reduziert (viele Arten von *Dianthus* sp., *Silene acaulis* u.s.); geschieht dies bei botrytischen Komplexen an den Seitencymen, so entstehen einfache Trauben, Köpfchen oder dergleichen (manche Silenen etc.)". In der Anmerkung: „Das ist selbstverständlich nur ein uneigentlicher Ausdruck; in Wirklichkeit müßten wir die einfachen Trauben etc. zum Ausgang nehmen und aus diesen die botrytischen Cymenkomplexe durch Verzweigung der Nebenachsen ableiten".

Wir sehen somit, daß die richtige Beobachtung dieses bedeutenden Morphologen durch das Vorurteil aufgehoben wird, unter allen Umständen als Grundform der Infloreszenzen ein hochentwickeltes System, wie die Botrys (Traube) anzunehmen und von diesem ganz unbegründet das Dichasium abzuleiten.

Man könnte einwenden, daß die verschiedenen ergänzenden Stadien der seitlichen Dichasien mit den Reduktionszuständen der Botrys identisch wären. Dem widerspricht die Tatsache, daß Gipfeldichasien in sehr vielen Fällen eine selbständige und gleichzeitig sehr kräftige Entwicklung aufweisen. Ebensowenig hat man auch niemals eine Reduktion der Botrys „von der Basis beginnend" beobachtet, was auch völlig abnorm wäre, weil gerade hier das kräftigste Meristem entwickelt ist, wie es auch andererseits undenkbar wäre, daß nach allmählicher Erschöpfung der Wachstumsenergie gegen die Spitze der Achse hin, gerade hier am Gipfel, dem Orte des völlig erschöpften Bildungsgewebes auf einmal ein neues, kräftiges Meristem entstehen sollte, das Gipfeldichasien von den Dimensionen eines *Behen Csereii* u.a. erzeugen könnte (Abb. 4 *C.*).

Daraus folgt klar, daß die Ableitung der Dichasien (Zymen) von Botryen, welche die alten Morphologen Wydler, Eichler, Pax und Göbel angenommen hatten, unbegründet, weil unnatürlich ist.

Der Typus der vielblütigen Monochasien ist besonders bei den *Silenoideae* ziemlich verbreitet. Sie erscheinen als regelmäßig verzweigte Wickeln, als monochasiale Sympodien oder nach Pax [30] als „sympo-

[1] S. 27.
[2] Bd. II, S. 17.

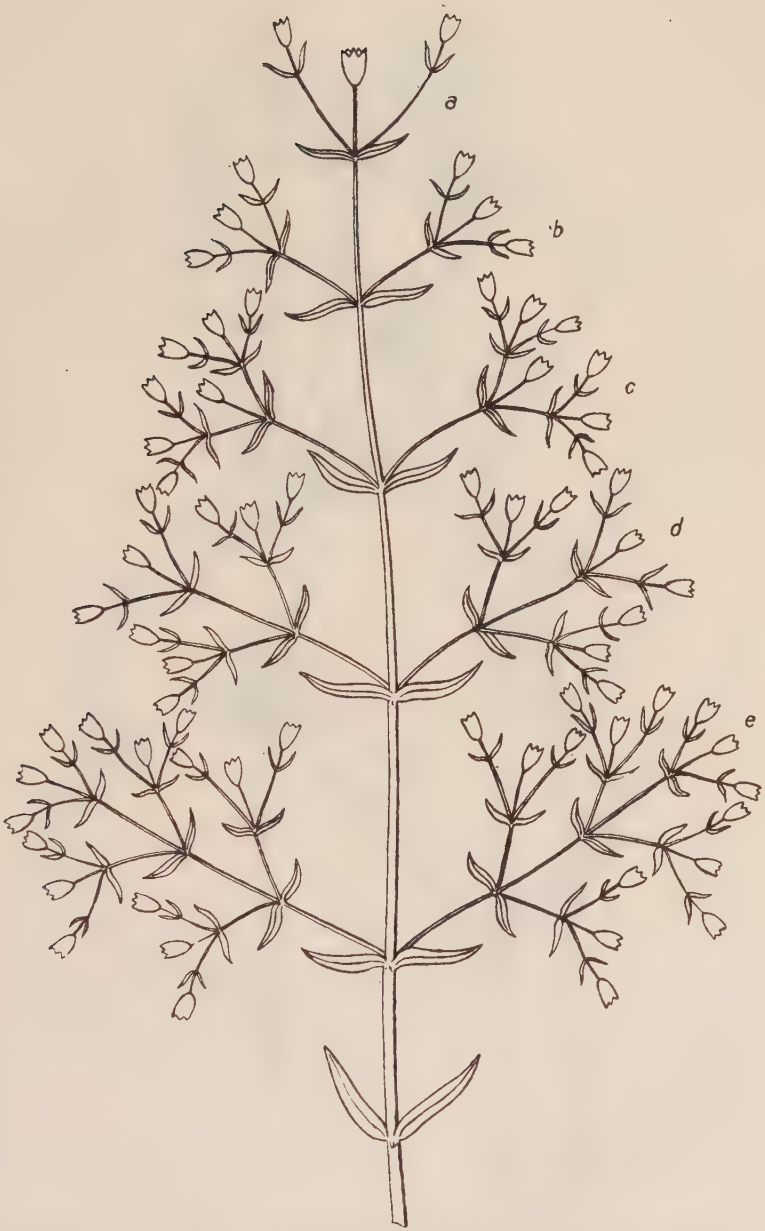


Abb. 9. — Schema einer rispigen Zymobotrys einiger Vertreter der Unterfamilie der *Silenoideae*, welches, wie in Abb. 7 die Ergänzung des terminalen Gipfeldichasiums (*a*) durch Seitendichasien (*b*—*e*) zeigt, die jedoch einen basitonen Rhythmus aufweisen, indem die Öffnung der Blüten in akropetaler Folge stattfindet.

Abb. 10. — *Silene muscipula*. Die Pflanze entwickelt unter normalen Verhältnisse ein einziges, großes, vielblütiges und regelmäßig verzweigtes Dichasium (= Polychasium). In der Nähe der unteren Endblüten. Blattbüschel aus serialen Knospen entstanden. An kräftigeren Pflanzen werden auch Bereicherungssprosse erzeugt; an schwächeren verwandeln sich die Dichasien in Monochasien.

Abb. 11. — *A. Behen vulgaris.* Infloreszenz vor der Entfaltung der Blüten, durch eine ausgesprochene dorsiventrale Symmetrie von einer, die seitlichen Blüten überragenden Gipfelblüte charakterisiert.
B. Viscaria vulgaris. Zymobotrys im jugendlichen Stadium vor der Entfaltung der Blüten. Das Gipfeldichasium ist durch zwei Paare von Seitendichasien ergänzt, die botrytisch verteilt sind. Die Vorblätter sind nicht dargestellt, um das Hervortreten der Endblüten besser zu zeigen. Die Öffnung der Blüten geschieht fast gleichzeitig.

Abb. 12. — *Silene italica* var. *nemoralis* als Beispiel einer rispigen Zymobotrys mit Gipfeldichasium und durch eine große (mehr oder weniger bestimmte) Zahl von seitlichen Dichasien ergänzt, bei denen parallel mit der Verstärkung des botrytischen (razemösen) Verzweigungsrhythmus gegen die Basis zu, auch der zymöse Rhythmus der Infloreszenz, allmählich, wenn auch schwächer wächst. Die Öffnung der Blüten ist unregelmäßig, mit schwacher Tendenz zur basipetalen Entwicklung für die terminale Gipfelblüte, und zur akropetalen für die Endblüten einiger seitlichen Dichasien. Die zwei unteren Zweige, tragen nur Blütenknospen, stellen Bereicherungszweige dar und werden als nicht zur Infloreszenz gehörend angesehen.

diale Monochasien", die leicht mit den „echten razemösen Monopodien" verwechselt werden (Abb. 6 *C*).

Als letzte Gruppe der Caryophyllaceen erscheinen jene Arten und Gattungen, welche durch Verkürzung von Internodien, Blütenstand

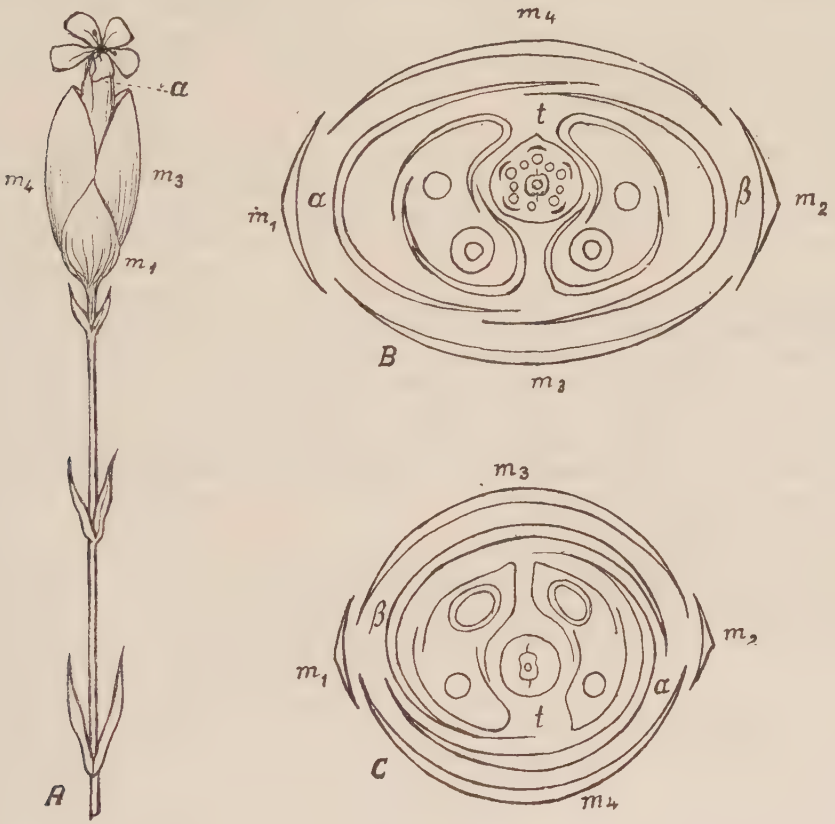


Abb. 13. — *Tunica prolifera*. — *A*. Infloreszenz in Form eines „Anthodiums", von 4 sterilen Schuppen ($m_1 - m_4$) und zwei Brakteen (α) und (β) umgeben. Nur die Gipfelblüte des apikalen Dichasiums ist sichtbar. — *B* u. *C*. Querschnitte durch die Infloreszenz: die etwas exzentrisch gelegene Gipfelblüte (*t*) erzeugt in der Achsel ihrer Vorblätter (α) und (β) je ein zweiblütiges Dichasium. — (Ic. orig.).

und Blütenstielen, sowie der eigentlichen Blütenteile Bündel, Knäue und Köpfchen bilden, welche terminal oder lateral in den Achseln der Blätter stehen. Diese sind von großer morphologischer Bedeutung, jedoch wenig erforscht. Wir finden sie bei den *Silenoideae* und besonders bei den Vertretern der Unterfamilie der *Paronychioideae*: *Paronychia*, *Herniaria*, *Illecebrum*, ferner bei einigen Arten von *Scleranthus* unter den *Alsinoideae*.

Bei den Infloreszenzen von *Dianthus* befinden sich gewöhnlich zwei Paare von Hüllschuppen unter der Gipfelblüte. Auch bei der Gipfelblüte

von *Tunica saxifraga* sind an der Basis zwei kurze Hüllschuppen entwickelt. Eichler hat bei dieser Art, ebenso wie bei anderen Dianthusarten in der Achsel der einen oder anderen Hüllschuppe je eine Blüte beobachtet; bei *Tunica* (*Kohlrauschia*) *prolifera* (Abb. 13) befinden sich unter der Gipfelblüte drei Paar Hüllschuppen, von denen das oberste (innerste) Paar den Kelch gänzlich einhüllt. An einem Querschnitt beobachten wir die Gipfelblüte (sehr selten sogar ein einfaches Dichasium), rechts und links von je zwei Brakteen mit je einer Endblüte zweiten Grades, sowie je einer Seitenblüte begleitet.

Wir erblicken somit in *Tunica prolifera* den Anfang einer Reihe, welche über den Typus der *Tunica saxifraga* zum Blütentypus des *Dianthus* hinüberführt, der das letzte Glied der Entwicklungskette darstellt, indem er die seitlichen Blüten des Dichasiums vollständig verloren hat oder diese nur selten und ganz reduziert in Form von Spuren der Zweige des Dichasiums erhalten geblieben sind. Diese auf eine einzige Blüte reduzierten „Blütenstände" bleiben einzeln bei der Unterart *Caryophyllum* von *Dianthus*; bei der Unterart *Armeriastrum*, jedoch sind sie zu Büscheln oder Köpfchen vereinigt, die bei einigen Arten sehr dicht gehäuft sind und eine Art einblütige „Anthodien" bilden, die von den Hüllschuppen des Büschels oder Köpfchens, ähnlich den „Kelchschuppen" umgeben sind.

Die Blütenstände der *Caryophyllaceae*, in ihrer Gesamtheit betrachtet, erinnern sehr an die Blütenstände der *Gentianaceae*, die außer Zymobotryen mit Gipfel- und Seitendichasien auch einfache, unabhängige, terminale Dichasien aufweisen.

Wenn wir das Studium der Infloreszenzen vertiefen und es auf viele angiosperme Familien erweitern, können wir außer der weiten Verbreitung des Dichasiums, insbesondere dessen Variabilität feststellen. Diese äußert sich sowohl im eigenen Rahmen, wie auch in Verbindung mit dem der Botrys, u. zw. hinsichtlich der Entwicklungs- und Entfaltungsfolge der Blüten, der Reduktion der Dichasien auf eine einzige Blüte, ferner hinsichtlich der Möglichkeit der totalen Reduktion der apikalen Endblüte der Hauptachse (wie bei den Labiaten). Wir sehen somit bezeichnende Übergänge von zymösen zum botrytischen Typus, von der Zymobotrys mit einblütigen Gipfel- und Seitendichasien (Pseudobotryen) (Abb. 8) zu den Botryen mit einblütigen Seitendichasien und ohne apikale Endblüte; letztere stellen schon echte Botryen („Eubotryen") dar.

Aber weder Wagner [44] [45], der Monograph der Infloreszenz von *Phlox paniculata*, noch andere Verfasser, die die morphologische und phylogenetische Bedeutung der zymösen Verzweigung erkannt hatten, wie Parkin [29], Rickett [33], Takhtadjan [42] und Woodson [48] schenken dem Mischcharakter des zymobotrytischen und pseudobotrytischen Typus, der bei den Angiospermen sehr verbreitet ist, eine gebührende Beachtung; sie bezeichnen sie als e i n f a c h e, selbständige Blütenstände mit dem irreführenden Namen „Pleiochasium".

Die Bedeutung des Blütenstandes der Caryophyllaceen, sowie der Infloreszenzen überhaupt, folgt aus der Hauptfunktion der Blüten. Diese besteht in der Bildung der Geschlechtszellen, die sich im Innern des Pollens als männliche Gameten und im Innern der Samenanlagen als

weibliche Gameten entwickeln. Zwecks Vereinigung der Gameten wird der Pollen auf das Ovulum, bzw. Karpell mit Hilfe des Windes oder von Insekten übertragen. Es ist klar, daß im Laufe der Zeiten nur diejenigen Pflanzen bei der Pollenübertragung begünstigt wurden, deren Blüten an der Peripherie der Pflanze als terminale Organe der letzten Verzweigungen verteilt waren. Somit gehen wir nicht fehl, wenn wir die terminale Lage der Blüten und ihre Verteilung auf eine große Zahl von Zweigen als diejenigen Faktoren bezeichnen, die eine reichliche Pollenübertragung gestatten.

Es ist einleuchtend, daß auf das einblütige Stadium eine Verzweigung aus der Achsel der Vorblätter (der Gipfelblüte) folgen muß, da hiedurch ein sehr günstiges Verzweigungssystem entsteht, das als Ausstellungs- und Entfaltungsmittel bei Windbestäubung oder als Schauapparat für Insektenbesuche in Betracht kommt, allerdings all dies auf Kosten der Widerstandsfähigkeit des Verzweigungssystems gegen Unbilden der Witterung.

In der Entwicklung der Inflorenszenzen hat sich zwischen der Schaustellung der Blüten und der Widerstandsfähigkeit des Verzweigungssystems ein Widerstreit, eine Art Antagonismus herausgebildet, wodurch das, was für die Entfaltung und Schaustellung günstig ist, weniger, widerstandsfähig und das stark Widerstandsfähige weniger günstig ausgestellt ist.

Dank des Antagonismus zwischen Entfaltung und Ausstellung einerseits und Solidität und Widerstandsfähigkeit andererseits, entsteht eine überaus große Mannigfaltigkeit der Infloreszenzen: Das apikal terminale Dichasium kann zu einer einzigen Blüte reduziert werden, die axillaren seitlichen Dichasien bleiben entweder unverändert oder sie werden ebenfalls reduziert, wobei sie sich basiton verzweigen oder die Internodien der Blütenstände sich verkürzen, während ihre Stiele durch Verlängerung die Blüten in Form von Büscheln, Knäueln oder Köpfchen an die Oberfläche bringen.

Im allgemeinen gehen wir nicht fehl, wenn wir die Behauptung aufstellen, daß durch Vereinfachung und gewöhnlicherweise durch Spezialisierung der Blüten zusammen mit der Häufung an der Spitze des Blütenstandes, eine der günstigsten Stellungen sowohl für die Entfaltung und Ausstellung, als auch für die Festigkeit und mechanische Widerstandsfähigkeit erzielt wird.

V. SCHLUSSBETRACHTUNG

Unter Infloreszenz verstehen wir jeden Sproß oder jeden Komplex von benachbarten blütentragenden Sprossen, die gegen den rein vegetativen Teil der Pflanze gut abgegrenzt sind. Es erweist sich die Notwendigkeit, diesen Ausdruck soweit als möglich einzuschränken, um die Einbeziehung von zusätzlichen Sprossen, die in Form von Bereicherungssprossen auftreten, zu verhindern. Diese erkennt man gewöhnlich durch ihre verspätete Entwicklung und Verzweigung im Vergleich zu der echten Infloreszenz oder durch Entwicklung von normalen Blättern, die den Blüten vorausgehen.

Wenn wir von Infloreszenzen sprechen, müssen wir uns die Tatsache vor Augen halten, daß der Sinn der Verzweigung der Fortpflanzungssprosse von dem der Vegetationssprosse der Pflanze verschieden ist. Die Funktion der letzteren besteht in der Entfaltung der Blätter für die Assimilation und gleichzeitig für die innere Solidität und somit mechanische Widerstandsfestigkeit der Pflanze gegen äußere Einflüsse. Hingegen dienen die Blüten bzw. Blütenstandssprosse der Entfaltung und Schaustellung zwecks Pollenübertragung und Samenverbreitung, gehören somit möglichst in die Nähe der Peripherie der Pflanze und sind daher naturgemäß gegen äußere mechanische Einflüsse weniger widerstandsfähig.

Auf Grund dieser Betrachtung würde für die vegetativen Sprosse die (botrytisch) monopodiale die beste Verzweigungsform abgeben : das heißt also ein basiton betontes Wachstum im unteren Teile der Achse und eine akropetale und basitone Entwicklung der Seitensprosse ; für die blütenerzeugenden Sprosse käme die zymös dichasiale Verzweigung in Frage, bei der die Hauptachse mit einer Blüte endigt, aus deren Vorblättern je eine Blüte entsteht, wobei die dichasial-gabelige Verzweigung sich gewöhnlich mehrmals wiederholt.

Es ist naheliegend, hieraus den Schluß zu ziehen, daß die botrytisch monopodiale Verzweigungsform, wenn sie im Blütenstandssprosse auftritt, als eine sekundäre, aus der zymösen, dichasialen abgeleitete anzusehen ist.

Hinsichtlich des Verhältnisses dieser beiden Verzweigungstypen der Infloreszenzen herrschen jedoch in der Literatur entgegengesetzte Ansichten. Die bedeutendsten älteren Morphologen verteidigen die Ursprünglichkeit des botrytischen Verzweigungstypus in der Blütenregion und nur wenige sind Anhänger der entgegengesetzten These, die von Parkin (1914) aufgestellt und von Takhtadjan [42] größtenteils angenommen wurde, in dem sie alle Infloreszenztypen -- mit geringen Ausnahmen — aus dem Dichasium, bzw. aus dessen Endblüte ableiten.

Die Infloreszenzen der *Caryophyllaceae* erscheinen in Form von :

a) einfachen dreiblütigen Dichasien ;

b) vielblütigen Dichasien („Polychasien") ;

c) auf dem Stadium der Endblüte zurückgebliebene Dichasien ;

d) verzweigte vielblütige Monochasien : Wickeln, sehr selten Schraubeln.

Durch Ergänzung des terminalen Dichasiums (oder der Gipfelblüte) mit Seitendichasien gelangen wir zu gemischten Infloreszenzen, die nicht nur bei den *Caryophyllaceae*, sondern auch bei anderen Angiospermenfamilien sehr verbreitet sind und einmal als „Pleiochasien", ein andermal als Botryen (Trauben) bezeichnet werden. Der Ausdruck „Pleiochasium" für diese Mischblütenstände, der auch heute noch nach dem Beispiele von Pax [30] und Wagner [45] von modernen Morphologen wie Parkin [29], Takhtadjan [42] benützt wird, ist ungeeignet, zumal er von Eichler [13] als ein mit „Dichasium" gleichwertiger Ausdruck geschaffen wurde, d. h. also eine homogene, einfache Infloreszenz, während er in Wirklichkeit einen Mischblütenstand bezeichnet und daher zu den Zymobotryen zu zählen ist.

e) Hinsichtlich der Polarität ist die Entwicklungsordnung der ergänzenden axillaren Seitendichasien unregelmäßig, jedoch mit schwachen

Tendenzen zur aufsteigenden akropetalen oder absteigenden, basipetalen Aufeinanderfolge. Bei den Formen, die durch eine große Zahl dieser Ergänzungsdichasien gekennzeichnet sind, beobachtet man eine ausgesprochene basale, akropetale Betonung.

f) Sowohl die terminalen als auch die lateralen, (am besten als Plerochasien zu bezeichnenden) Dichasien sind manchmal durch Bereicherungszweige vermehrt, die sich von den echten Dichasialzweigen durch das Vorhandensein normaler, vegetativer, den Blüten vorausgehender Blätter, sowie durch verspätete Blütenbildung unterscheiden.

g) Sowohl die terminalen, als auch die lateralen Dichasien bleiben oft auf dem Stadium der Endblüte; in diesem Falle können wir die Infloreszenz „Pseudobotrys" oder „Leptochasium" nennen (= Pleiochasium Parkins).

h) Selten ist die Mittelblüte des terminalen Dichasiums zu einer Knospe reduziert, die sich nicht weiter entwickelt. Diese in der Familie der *Caryophyllaceae* äußerst seltenen Fälle haben wir als „Pseudobotryen" bezeichnet, um sie von den echten Botryen oder Eubotryen zu unterscheiden, welche von Anfang an keine (apikal) terminale Blüte entwickeln und als solche bei den *Caryophyllaceae* nicht angetroffen wurden.

i) Bei verschiedenen *Caryophyllaceae* verwandeln sich die terminalen und lateralen Dichasien durch Verkürzung der Internodien in Büschel, Knäuel (*Paronychieae*), Köpfchen und eine Art „Anthodien" (*Tunica*). Diese eröffnen ihrerseits eine neue Verzweigung, indem sie die alte nachahmen und wiederholen (*Tunica*, *Dianthus*) und hiedurch auch an die Infloreszenztypen mancher *Umbelliferae* und *Compositae* erinnern[1].

Die Deutung der älteren Morphologen, welche das Dichasium von Botryen ableiten, ist unnatürlich; sie ist vom morphologischen Standpunkt unhaltbar, weil sie vom ökologischen Standpunkt nicht einwandfrei erklärt werden kann.

Andererseits erklärt sich die Ableitung der Botryen aus dem Dichasium in natürlicher Weise durch den Sinn der Caryophyllaceenblütenstände, sowie der Infloreszenzen überhaupt, der aus der Hauptfunktion der Blüten, d.i. der Pollenübertragung ersichtlich ist. Die terminale Stellung der Blüten und ihre Verteilung auf eine große Anzahl von Zweigen verbürgt eine reichliche Bestäubung. Die wiederholte Verzweigung aus den Achseln der aufeinander folgenden Blüten, welche jenes erste einblütige Stadium fortsetzt, hat sich als ein sehr günstiges Verzweigungssystem erwiesen, sowohl als Entfaltungsorgan für die Windbestäubung, als auch als Schauorgan („Anlockungsmittel") für die Besuche der Insekten, dies jedoch zum Schaden der mechanischen Widerstandsfähigkeit gegen die

[1] Erst diese Verzweigung höherer Ordnung entspricht den „zusammengesetzten" Infloreszenzen der älteren Morphologen. Nach dem System. das von Eichler [13] aufgestellt und von Čelakowsky weiter fortgesetzt und ausgebaut wurde, werden sie in Dibotryen, Dizymen, Zymobotryen und Botryozymen eingeteilt. Die zwei letzteren Begriffe sind von einander verschieden, weil die Zymobotryen einen niedrigeren Grad als die Botryozymen darstellen, die sich in anderen Familien aus botrytischen Anthodien bei *Compositae* (vielen *Helenieae* und *Heliantheae*), oder aus Dolden oder Köpfchen der Umbelliferen (*Eryngieae*) entwickeln.

Unbilden des Wetters und somit verhältnismäßig reduziert hinsichtlich der Festigkeit des Verzweigungssystems.

Die Mischblütenstände — Zymobotryen — mit ihrer gesamten Mannigfaltigkeit, sowie ihrer botrytischen Derivate führen uns zu dem Schluß, daß in der Entwicklung der Infloreszenzen ein Gegensatz, eine Art Antagonismus, zwischen der Entfaltung und Schaustellung der Blüten einerseits und zwischen der Festigkeit und Widerstandsfähigkeit des Verzweigungssystems andererseits besteht. Was für die Schaustellung und Entfaltung günstiger ist, wird weniger widerstandsfähig und das Widerstandsfähigere weniger gut exponiert.

Aus diesem Widerstreit entsteht eine überaus große Mannigfaltigkeit der Infloreszenzen, welche in der Häufung der vereinfachten und oft spezialisierten Blüten ihren Höhepunkt findet. Durch sie findet die Pflanze die günstigsten Stellungen, sowohl für die Entfaltung und Schaustellung, als auch für entsprechende Festigkeit und mechanische Widerstandsfähigkeit.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Studium der Infloreszenzen der *Caryophyllaceae* ist geeignet, die zwei Verzweigungstypen und zwar den zymösen und den botrytischen, sowie ihr Verhältnis zueinander aufzuklären, weil die Verzweigung regelmäßig genug ist und die Veränderungen leicht beobachtet werden können.

Bei den *Caryophyllaceae* unterscheidet man zwei Gruppen, deren erste durch ein einziges Dichasium am Ende der Hauptachse, also durch ein Terminal-(Apikal- , End-) oder Gipfeldichasium charakterisiert ist.

In gewissen Fällen entwickelt sie sich als eine *wiederholt dichasial-gabelige* Verzweigung, die eine ansehnliche Größe erreichen kann und sogar den vegetativen Teil übertrifft. In anderen Fällen ist sie auf die terminale Blüte reduziert, aus der sie entstanden ist und die niemals bei den *Caryophyllaceae* fehlt.

2. Die zweite Gruppe ist durch das Auftreten der axillaren lateralen Dichasien als Ergänzung des apikal terminalen Dichasiums charakterisiert. Sie treten bei gewissen Arten in der Einzahl und nur zeitweise bei anderen in verringerter, bestimmter Zahl auf (siehe *Lychnis flos cuculi*). Man findet bei der großen Gattung *Silene* eine ganze Reihe Variationen des Auftretens und der Entwicklung der lateralen ergänzenden Dichasien. Ihre Zahl ist verringert, die Entwicklung verläuft unregelmäßig oder mehr oder weniger gleichzeitig mit leicht absteigender (basipetaler) Tendenz. Wenn aber die Zahl der ergänzenden Dichasien sich stark vergrößert (*Silene multiflora*, *S. Frivaldszkyana*) wird die Reihenfolge (Polarität) mehr oder minder akropetal aufsteigend. Die beiden Verzweigungstypen (-rhythmen) gehen ineinander über, wobei abwechselnd entweder der zymöse oder der botrytische Typus vorherrscht. Dieser Mischtypus ist auch in anderen Familien sehr verbreitet und wurde in letzter Zeit unter der Bezeichnung „Pleiochasium" (somit als eine „einfache" und nicht heterogene Infloreszenz) beschrieben, und zu den einfachen Blütenständen

gerechnet. Diese letzte Art der Einteilung ist für die Mischblütenstände scheinbar berechtigt, wenn alle ihre Dichasien auf dem Stadium der einzigen terminalen Blüte geblieben sind. Bei diesen verrät sich der Mischcharakter der Infloreszenz nur durch das Vorhandensein dieser Blüten, durch den Besitz der Vorblätter und im allgemeinen durch die Ähnlichkeit der ganzen Pflanze mit den verwandten Arten, die die lateralen Dichasien unverändert behalten hatten.

Dieses Stadium der Blütenstandsentwicklung geht im Laufe der phylogenetischen Entwicklung durch Verkürzung der Internodien in verschiedene Derivate über, wie Büschel, Knäuel und Köpfchen.

3. Die *Caryophyllaceae* in der Reihenfolge, in der ihre Infloreszenzen beschrieben wurden, nämlich: mit einblütigem Blütenstand, Dichasium (einfaches) mit abgeleiteten Monochasien — einfaches Dichasium mit Übergang zu einem vielblütigen Dichasium — Zymobotryen mit Dichasien, die auf dem Stadium der einzigen Blüte geblieben sind und einen aufsteigenden Rhythmus aufweisen (*Pseudobotryen*), zeigen uns den Weg zu den echten Botryen (*Eubotryen*) mit ihren botrytischen Ableitungen, deren Hauptachse keine terminalen Blüten entwickeln und bei denen die aufsteigende oder akropetale Verzweigung unerläßlich ist; diese echten Botryen kommen bei den *Caryophyllaceae* nicht vor.

4. Die gemischten Infloreszenzen — Zymobotryen —mit der ganzen Skala ihrer Variation führen uns zum Schlusse, daß in der Entwicklung der Infloreszenzen eine Art Antagonismus zwischen der Entfaltung und der Schaustellung der Blüten einerseits und der Festigkeit des Verzweigungssystems andererseits, besteht. Das für die Schaustellung und Entfaltung Geeignetere wird weniger widerstandsfähig und das Widerstandsfähigere, wird weniger sichtbar.

Dieser Widerstreit führt zu einer überaus großen Mannigfaltigkeit der Infloreszenzen, die ihren Höhepunkt in der Vereinfachung, Spezialisierung und Häufung der Blüten zu Büscheln, Knäueln und Köpfchen findet.

LITERATUR

1. ARBER E. A. N., *Relationships of the definite inflorescences*, Journ. Bot. London, 1899, **37**, 160—167.
2. БЕКЕТОВ А. Н., *Курс Учебник ботаники*, 2-е изд., СП., 1889,
3. BISCHOFF G. M., *Handbuch der botanischen Terminologie*, 2. Auflage, Stuttgart, 1844.
4. BRAUN Al., *Dr. C. Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung nebst Andeutung der hauptsächlichen Blattstellungsgesetze und insbesondere des neuentdeckten Gesetzes der Aneinanderreihung von Cyclen verschiedener Masse*, Flora, Regensburg, 1835, **18**, 145—192.
5. — *Vorträge über Gipfelblüten und Gipfel-Inflorescenzen*, Verh. Bot. Ver. Brandenburg, 1874, **16**.
6. BRAVAIS L. et A., *Essai sur la disposition symétrique des inflorescences*, An. Sc. Nat., IIe Série, Paris, 1837, **7**, 193—221, 291—348, pl. 7—11; **8**, 11—42.
7. BUCHENAU Fr., *Der Blütenstand der Juncaceen*, Jahrb. wiss. Bot., Leipzig, 1866, **4**, 385—440.

8. De Candolle A. P., *Organographie végétale ou description raisonnée des organes des plantes*, Paris, 1827.

9. — *Sur les bract. florifères*, Bul. Herb. Bois, Genève, 1893, **1**.

10. Cejp K., *Die Terminalblüten*, Beih. Bot. Centrb. Jena, 1926, **47**, *1*.

11. Čelakovsky L., *Theorie der Blütenstände auf deduktiver Grundlage*, Rozpr. Česke Akad., pro vědy, Roč. I, Tř. II, 20, Praha, 1892.

12. — *Gedanken über eine zeitgemässe Reform der Theorie der Blütenstände*, Bot. Jahrb., Leipzig, 1892, **16**, 33—51.

13. Eichler A. W., *Blütendiagramme*, Bd. I, 1875; Bd. II, Leipzig, 1878.

14. Engler A., *Natürliche Pflanzenfamilien*, 2. Aufl., Bd. XIV a, Leipzig, 1926.

15. Федоров А. А., *Аномалии у некоторых сложноцветных и их значение для понимания путей формирования соцветий сем. Compositae*, Ботан. Журн. Москва — Ленинград, 1950, **35**, *2*, 148 — 161.

16. Göbel K., *Blütenbildung und Sprossgestaltung*, Zweiter Ergänzungsband zur *Organographie der Pflanzen*, Jena, 1931.

17. Godron M., *Observations critiques sur l'inflorescence du genre Silene*, Nancy, 1847.

18. Гроссгейм А. А., *К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений*, Сов. Бот., 1945, **13**, *3*, 3 — 27.

19. Guillard I. C., *Idée générale de l'inflorescence*, Bull. Soc. Bot.Fr., Paris, 1857, **4**, 29—41; 116—124; 374—381; 452—464.

20. Gușuleac M., *Genera Silene, Behen. Polyschemone, Heliosperma* in *Flora Rep. Populare Romîne*, Bukarest, 1953, Bd. 2.

21. Hofmeister W., *Allgemeine Morphologie der Gewächse*, Phys. Bot., Bd. I, Leipzig, 1868.

22. Hy F., *Les inflorescences en botanique descriptive*, Rev. Gén. Bot., Paris, 1894, **6**, 385—408.

23. Jackson H. P., *A glossary of botanic terms*, 2nd ed., London, 1905.

24. Каден Н. Н., *К вопросу о ложных плодах*. Вестн. Моск. Унив. Моск., 1947, *12*, Биология, 21 — 30.

25. — *Соплодия и соцветия*. Вестн. Москв. Унив. Моск., 1951, *6*, Биология,89—99.

26. Le Maout E., Decaisne J., *Traité général de botanique descriptive*, 2e éd., Paris, 1876.

27. Linnaeus C., *Fundamenta botanica*, 3. Aufl., Amstel., 1741, 1—51.

28. Nägeli K. W., *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*, München, 1884.

29. Parkin I., *The evolution of the inflorescence*, Journ. Lin. Soc. London, 1914, **42**, 511—563.

30. Pax F., *Allgemeine Morphologie der Pflanzen*, Stuttgart, 1890.

31. Pilger R., *Über Verzweigung und Blütenbildung bei den Holzgewächsen*, Bibl. Bot., Stuttgart, 1922, **23 (90)**, 1—38.

32. Radlkofer J., *Gliederung der Familie Sapindaceae*, Sitzber. Bayer. Akad. Wiss. Mat. Nat. - Wiss. Kl., München, 1890, **20**, 179—184.

33. Rickett Ol. W., *The classification of inflorescences*, Bot. Rev., N. York, Lancaster, 1944, **10**, 187—231.

34. Roeper H. W., *Observationes aliquot in florum inflorescentiarumque naturam*, Linnaea, Halle/Saale, 1826, **1**, 433—466.

35. Rohrbach P., *Monographie der Gattung Silene*, Leipzig, 1868.

36. Розанова М. А., *Типы соцветий у некоторых представителей подсемейства Rosoideae семейства Rosaceae и изменчивость формы прицветников*. Труд. главн. Ботан. Сада, Москва — Ленинград, 1949, **1**, 107 — 120.

37. Sachs F. G., *Lehrbuch der Botanik*, 3. Aufl., Leipzig, 1873.

38. SCHIMPER C. Fr., *Beschreibung des Symphytum Zeyheri und seiner zwei deutschen Verwandten, S. bulbosum Schimp. und S. tuberosum Jacq.*, Geigers Magazin f. Pharm., Heidelberg., 1835, **28**.

39. SCHLEIDEN M. I., *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik*, 2. Aufl., Leipzig, 1863.

40. FITTING H., SIERP H., HERDER R., FIRBAS Fr., *Lehrbuch der Botanik*, begründet von Strasburger, 20. Aufl, Jena, 1939.

41. СВЕШНИКОВА И. Н., *К морфологии соцветия рода Primula L*, Бот. Журн. Москва—Ленинград, 1951, **36**, *2*, 160 — 174, 15 рис.

42. ТАХТАДЖАН А. Л., *Морфологическая эволюция покрытосеменных*, Москва, 1948.

43. THOMSON B. Fl., *The floral Morphology of the Caryophyllaceae*, Amer. Journ. Bot., N. York-Lancaster, 1942, **29**, 333—349.

44. WAGNER R., *Über den Bau und Aufblühfolge der Rispe von Phlox paniculata*, Sitzber. Ak. Wiss. Wien, 1901, **110**, 507—590.

45. — *Blütenstand in C. K. Schneiders Illustriertes Handwörterbuch der Botanik*, 2. Aufl., Leipzig, 1917 .

46. WARMING I. E. B., *Forgreningsforhold hos Fanarogamerne betragtede med saerligt Hensyn til Klovning af Vaekstpunktet*, Kjöbenh., 1872.

47. WILSON C. L., *The telome theory and the origin of the stamen*, Amer. Journ. of Bot., N.York-Lancaster, 1942, **29**, 759—764.

48. WOODSON R. E., *Observations on the inflorescence of Apocynaceae*, An. Mo. Bot. Gard., 1935, **22**, 1—48.

49. WYDLER H., *Über dichotome Verzweigung der Blütenachsen (cymöse Inflorescenz) dikotyledonischer Gewächse*, Linnaea, Halle/Saale, 1843, **17**, 153—192, 408—409.

50. — *Morphologische Beiträge*, Flora, Regensburg, 1845, **28**, 449—456.

51. — *Über symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Inflorescenzen*, Flora, Halle-Saale, 1851, **34**.

52. — *Zur Morphologie hauptsächlich der dichotomen Blütenstände*, Jahrb. f. Wiss. Bot., Leipzig u. Berlin, 1878, **11**, 313—379.

53. ZIMMERMANN W. M., *Phylogenie d. Pflanzen*, Jena, 1930.

54. — *Die Phylogenie der Angiospermen-Blütenstände*, Beih. Bot. Centralb., Dresden, 1935, **53** A, 94—121.

Mitgeteilt den 22. Januar 1954

А. В. ГРОССУ

НОВОЕ О БРЮХОНОГИХ В РНР

DAUDEBARDIA RUFA GETICA NOV. SUBSP.

Распространение рода *Daudebardia* Hartmann выявлено еще не в достаточной степени. Многочисленные известные до сих пор виды встречаются, начиная от Алжира и Марокко, переходят на острова Средиземного моря (Сицилия, Сардиния, Крит и т. д.) и доходят до Малой Азии, Сирии и Палестины. Этот род, свойственный преимущественно странам, расположенным вокруг Средиземного моря, в Европе часто встречается на юге Италии, на Балканском полуострове и в Крыму до гор Кавказа. Только несколько видов заходят севернее Альп и широко распространены, главным образом в Германии, а некоторые из них попадаются также и в горах Татры и Карпатах.

Благодаря совершенно своеобразному образу жизни, который ведут эти брюхоногие (живут большей частью в земле, имея интенсивную деятельность зимой), их очень трудно обнаружить; этим и объясняется тот факт, что, даже в случае обнаружения их в какой-нибудь местности, нужно приложить особые усилия, для того чтобы найти их вновь в тех же местах. Вот почему до настоящего времени присутствие их еще не установлено на обширных пространствах между Кавказом и Алжиром.

Внутри этого географического ареала род *Daudebardia* представлен многочисленными видами, различающимися между собой размерами, окраской, биотопом и т. д. Не будучи хорошо знакомы с биологическими, экологическими и этологическими данными, многие исследователи не различали достаточно ясно виды, так что некоторые из этих ученых, как например Беттгер, К. Вестерлунд и С. Клессин, зачастую смешивали молодых особей некоторых видов нашей фауны, как *Daudebardia langi* Pfeiffer и *D. transsylvanica* E. A. Bielz, с видом *Daudebardia calophana* West. В то же время распространение существующих видов еще не достаточно хорошо разграничено, т. е. еще не установлено, совпадают ли географические ареалы некоторых из них,

или же они только соприкасаются, или пересекают друг друга, так как известна экологическая несовместимость целого ряда этих видов.

Географическое положение нашей страны и Карпатский хребет, окружающий Трансильванский бассейн, определяют совершенно особые экологические признаки и дают возможность существования некоторым эндемическим видам, как например *Daudebardia langi*, *D. transsylvanica*, *D. kimackowiczi* Wagner и *D. koloswari* Wagner; виды с более широким распространением крайне редко проникают в Трансильванию. Они были обнаружены значительно позже и спорадически, главным образом, в северных областях страны, как это случилось с видом *Daudebardia calophana* West. Внутри этого широкого ареала существующие в нашей стране виды подвергаются множеству изменений, разделяясь на подвиды с различными отличительными признаками.

Вид *Daudebardia, rufa* Drap. не упоминался до сих пор в фауне нашей страны. Он широко распространен, главным образом, в центральной и юго-восточной Европе: в южной Италии, Сардинии и Сицилии, на Крите и почти что по всему Балканскому полуострову, а на севере встречается в южной Германии и в известковых Альпах, вблизи Вены; в последнее время этот вид был обнаружен также и в Венгерской Народной Республике и в Северных Карпатах, Татре и в польской Юре. Д. Гейер (1927) допускает распространение его ареала до Крыма и Кавказа, хотя позднее И. М. Лихарев и Е. С. Раммелмейер (1952) не описывают его в фауне СССР. П. Эрманн (1933) утверждает даже, что этот вид никогда не встречался восточнее польской Юры и южнее Карпат, то есть на Румынской равнине. Таким образом, существуют различные мнения относительно границ его географического распространения.

Что касается биотопа, предпочитаемого различными видами рода *Daudebardia* (и видом *D. rufa*), то нужно отметить следующее: виды эти живут в горных областях под листвой, камнями и стволами деревьев, изредка даже в воде (главным образом в источниках), но всегда в очень влажных местах. Редко доходят в своем распространении до предгорий, где попадаются под толстым слоем опавшей листвы или в земле. Будучи ночными животными — на поверхности встречаются редко. В период засухи и зимой уходят в почву на различную глубину. Питаются дождевыми червями, личинками различных насекомых, улитками и нередко особи того же вида поедают друг друга. На поверхности они встречаются, главным образом, весной, до июня месяца, когда достигают своего полного развития.

Тот факт, что географическое распространение этого вида в трудах различных авторов не было достаточно хорошо разграничено и исключало нашу страну, а также и то, что эти брюхоногие живут в горной и предгорной местности и большую часть года проводят под землей, имело следствием, что этот вид легко ускользнул от внимания наших исследователей и не был описан до сих пор, тем более что область, где он был впоследствии обнаружен, находится в центре равнины.

Энтомолог А. Л. Монтандон упоминает, что вид *Daudebardia rufa* был будто бы найден в Броштени, но экземпляры, посланные им аббату Дюпюи, были определены с вопросительным знаком; таким образом, тот

же Монтандон уже в 1906 году считал, что определенный им экземпляр принадлежит к известным видам *Daudebardia langi* и *Daudebardia transsylvanica*, единственным имеющимся в нашей фауне. Все же он особо отмечает, что будто в лесу Комана, бывшего уезда Влашка, он нашел один экземпляр рода *Daudebardia*, которого не мог определить. Много позже М. А. Ионеску (1934) упоминает о распространении вида *Daudebardia* в румынской фауне, включая для вида *Daudebardia langi* и лес Комана. Очень интересным является утверждение М. А. Ионеску, что им были найдены в коллекции И. П. Ликердопола, находившейся тогда в лаборатории описательной зоологии в Бухаресте, два экземпляра *Daudebardia*, один из которых был обнаружен в бывшем уезде Ильфов, а другой — в бывшем уезде Рымнику-Сэрат, без более точного указания местности. Ввиду того, что эти экземпляры плохо сохранились, отмечает М. А. Ионеску, не было возможности уточнить, к какому именно виду они принадлежат.

В 1955 году нам были присланы для определения два экземпляра *Daudebardia*, фиксированные в спирту, из материала, собранного в лесу Комана группой студентов Бухарестского биологического факультета. Установив, что речь идет о виде, еще не описанном в фауне Румынской Народной Республики и о существовании которого в Комане было лишь упомянуто, так как впоследствии он был принят за *Daudebardia angi*, мы несколько раз посетили как лес Коману (река Видра), так и другие, с целью проверить его присутствие в равнинных лесах (главным образом, дубовых), то есть в совершенно другом по сравнению с имеющимися в литературе утверждениями биотопе.

Материал. Мы располагаем многочисленными экземплярами, которые послужили для описания этого нового подвида; они были собраны следующим образом: в лесу Комана 2 экземпляра в феврале 1955 г.; 25 экземпляров 16 марта; 20 экземпляров 25 апреля; 30 экземпляров 18 мая; 15 экземпляров 16 июня; 2 экземпляра 18 ноября (найдены Д. Лупу); в лесу Снагов 5 экземпляров 10 июля; в лесу Бэняса (вблизи Бухареста) 8 экземпляров 12 декабря 1955 года (найдены Д. Лупу). Все эти местности находятся вблизи Бухареста, в лиственных лесах, главным образом в дубовых, расположенных на равнине (Румынская равнина), когда-то покрытой обширными непрерывными лесами.

Материал, имевшийся в нашем распоряжении, относился ко всем временам года и был различных размеров (молодые и взрослые особи). Животные изучались в живом виде, как были доставлены в лабораторию, после чего сохранялись в спирту; мы имели также множество раковин этого вида, частью оставшихся от экземпляров, использованных для анатомического изучения, частью же найденных пустыми под листвой. Несомненно, что как экземпляры *Daudebardia*, собранные в лесу Комана, о которых упоминает Монтандон в 1906 году, так и найденные в коллекции Ликердопола и происходящие из бывших уездов Ильфов и Рымнику-Сэрат, принадлежат, безусловно, описываемому нами виду. Сравнивая весь этот материал с известными в Румынской Народной Республике видами, которые распространены только в горах (А. В. Гроссу, 1955 г.), мы установили, что речь идет о виде *Daudebardia rufa*

Drap. По сравнению с признаками, характеризующими этот широко распространенный в Европе вид, мы обнаружили у изучавшихся нами экземпляров много особых признаков, отличающих их от типичной формы, предпочитающей совсем другой биотоп, и сочли их новым подвидом, который был назван *Daudebardia rufa getica* nov. subsp.

Описание. Окраска животного синевато-серая, значительно более темная на спине и более светлая по бокам. Она становится все более и более светлой к краю ноги. Большие щупальцы — несколько удлиненные, толстые, черноватого цвета; малые — еле видны, короткие и белого цвета. Подошва, довольно узкая, белого цвета, заканчивается коротким хвостом. В вытянутом положении животное достигает 19 — 22 мм в длину. По сравнению с типичным видом, оно больше и объемистее.

Раковина мала по сравнению с длиной тела; она расположена в задней его трети, короткая и заостренная, но оставляет все же непокрытой незначительную часть хвоста. Раковина состоит из 2,5 анфрактов, которые вначале равномерно и быстро увеличиваются, причем последняя половина анфракта сильно развита и преобладает своими размерами над остальной частью раковины; эта последняя отличается эллипсоидальной формой и сильно удлинена в направлении продольного диаметра (рис. 1).

Апертура очень широкая, эллипсоидальная, с колумеларным краем, слегка отогнутым; остальная часть перистома прямая, заостренная. Всегда остается виден мало углубленный пупок. Раковина гладкая и

Рис. 1. — *Daudebardia rufa getica* nov. subsp.

блестящая, слегка прозрачная, роговидная, красновато-желтого цвета, с гораздо более темным оттенком, когда находится пустой в листве.

Рисунок ее образован из очень тонких и регулярных ростовых линий, причем местами, некоторые из них более резко очерчены; зародышевая раковина совершенно лишена какого-либо рисунка. Общая форма раковины очень сплюснутая, причем верхушка и спираль находятся почти в той же плоскости.

Размеры самых больших из собранных нами экземпляров следующие: длина: 5,5 — 5,8 мм, ширина: 3,8 — 4 мм, высота: 1,7 — 1,8 мм. При этих размерах диаметр спирали равняется 1,8 — 2 мм. По сравнению с типичным видом (*Daudebardia rufa*: 5,5 : 3 : 1,5 мм) раковина у собранных нами экземпляров гораздо шире и выше при той же длине, которая зачастую бывает и больше.

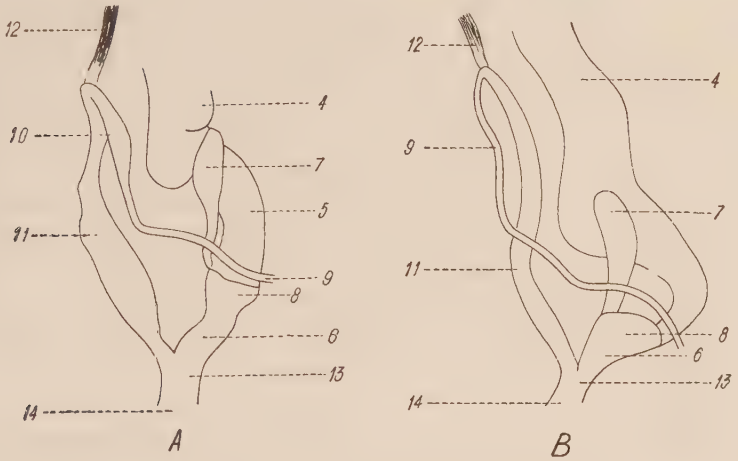


Рис. 2. — *Daudebardia rufa* Drap.

Половой аппарат. 4 — семепроток; 5 — яйцевод; 6 — влагалище; 7 — bursa copulatrix; 8 — влагалищная железа; 9 — выводной канал; 10 — эпифаллус; 11 — фаллус (пенис); 12 — ретракторная мышца фаллуса; 13 — половой атрий; 14 — половое отверстие.

Анатомия. У нас не было возможности получить живых или заспиртованных экземпляров номинативного вида. Все же, сравнивая рисунки, помещенные в трудах А. Ж. Вагнера и Л. Сооса (рис. 2), с половым аппаратом наших экземпляров, можно все же установить следующую разницу: *Daudebardia rufa* имеет значительно более узкий и более тонкий пенис по сравнению с толщиной семепротока и выводного канала. *Bursa copulatrix* узкая, с очень слабо заметной ножкой, по сравнению с остальной частью семеприемника. *Daudebardia rufa getica* nov. subsp. имеет половой аппарат с гораздо более ясно выраженными органами, пенис значительно более объемистый, причем *bursa copulatrix* овальной формы, хорошо очерчена, с удлиненным и заметным вводным каналом (рис. 3 и 4). Эпифаллус недостаточно ярко выражен, являясь продолжением выводного канала. Влагалищная железа более объемистая, чем у типичной формы; белковая железа сравнительно малых размеров, по сравнению с семепротоком.

Биотоп. Вид *Daudebardia rufa* Drap. живет в очень сырых местах, по берегам ручьев, между камнями и мхом, под опавшими листьями, а осенью и зимой проникает глубоко в землю. Иногда живет даже просто в воде (*Daudebardia rufa hydrophila* Soós). Предпочитает горные или

холмистые местности, затененные и прохладные. *Daudebardia rufa getica* nov. subsp. встречается в равнинных лесах под мертвой листвой, преимущественно в затененных и сырых местностях. Она предпочитает листву дуба, и ее редко можно обнаружить в местах, где произрастают другие древесные породы. Поздней весной и летом этот род трудно обнаружить, так как большая часть животных уходит под землю. Экземпляры, собранные в июне месяце в лесу Снагов, были найдены в углублениях почвы, заполненных мокрой дубовой листвой. Эти животные обыкновенно находились по близости больших деревьев, которые дают хорошую тень и теряют осенью большое количество листвы. В одном и том же месте встречаются по нескольку экземпляров различных размеров и возрастов на близком расстоянии один от другого.

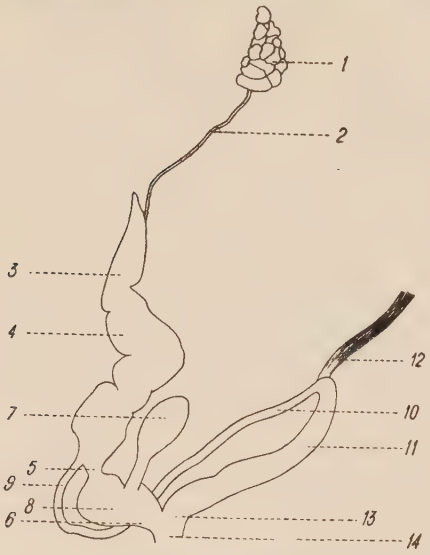


Рис. 3. — *Daudebardia rufa getica* nov. subsp. Половой аппарат. 1 — гермафродитная железа; 2 — гермафродитный канал; 3 — белковая железа.

Окраска этих брюхоногих очень схожа с цветом земли и грибковых гифов; их сравнительно малый размер и способность легко прикрепляться к листьям или к частицам почвы при помощи слизи послужили причиной того, что они оставались незамеченными исследователями; к этому присоединяется и то обстоятельство, что на большую часть года эти животные уходят в землю.

Систематические и зоографические наблюдения. Номинативный вид является центрально-европейским, но в то же время он широко распространен и в восточной части средиземноморской области. Границы этого распространения еще лучше определились после исследований, предпринятых Ж. Вагнером и Л. Соосом, которые открыли новые местности его распространения в Венгерской Народной Республике и в Федеративной Народной Республике Югославия (в Хорватии). Новые местности, открытые благодаря этим исследованиям, сильно расширяют географический ареал к югу от Карпат и на севере Балканского полуострова и заполняют, таким образом, существующие пробелы.

В этом ареале *Daudebardia rufa* терпит значительные изменения как в отношении анатомического строения, так и в отношении внешней морфологии. Описанные нами экземпляры сильно приближаются к *Daudebardia rufa pannonica* Soós, недавно открытой в фауне Венгерской Народной Республики, от которой они все же отличаются как размерами раковины, так и половым аппаратом (рис. 5 *A* и *B*). Эпифаллус у *Daudebardia rufa pannonica* более развитый и толстый; вла-

галищная железа имеет квадратную форму, а *bursa copulatrix* овальной формы, со слабо различаемым каналом, находится почти во влагалище, тогда как у ***Daudebardia rufa getica*** половой аппарат имеет совсем особую конформацию как в отношении формы, так и размеров различ-

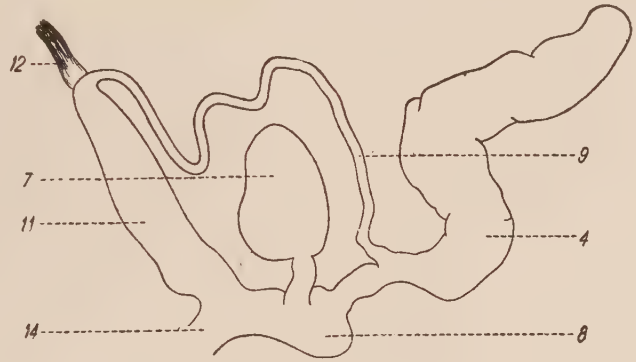


Рис. 4. — Половой аппарат у *Daudebardia rufa getica* **nov. subsp.**

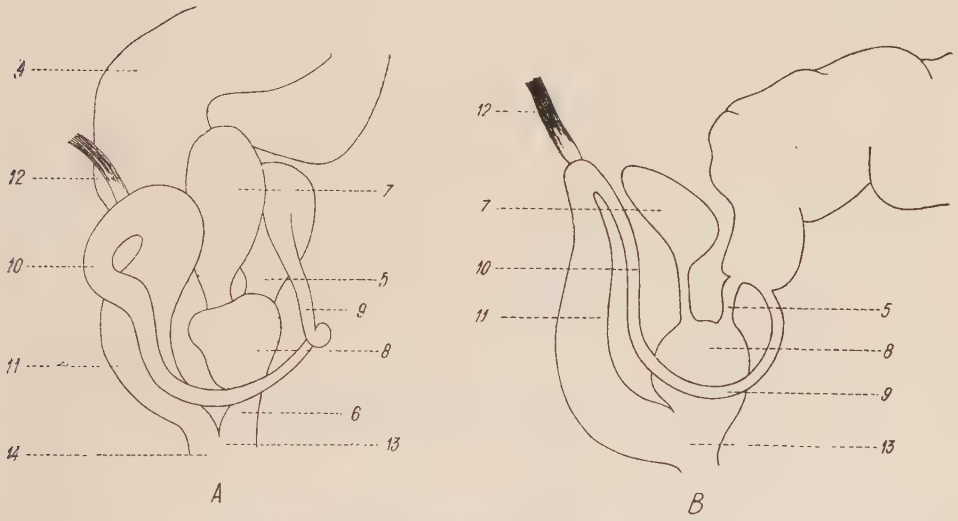


Рис. 5. – *A* — Половой аппарат у *Daudebardia rufa pannonica* Soós; *B* **— половой аппарат у** *Daudebardia rufa getica* **nov. subsp.**

ных органов. Экземпляры раковин, полученные нами из Венгерской Народной Республики, также указывают на различие между *Daudebardia rufa pannonica* и *Daudebardia rufa getica*. Параллельно с анатомическими признаками необходимо также проследить и характер раковины, так как половой аппарат, высоко ценимый как признак для определения видов, не показывает очень точно существующие различия,

Часто случается, что некоторые железы имеют различное развитие (например, влагалищные железы) в связи с интенсивностью их деятельности, имеющей сезонный характер. Наблюдения Л. Плате показывают, что у *Daudebardia rufa* эти железы имеют индивидуальную изменчивость и различны у особей, взятых из того же места и в то же время.

В Венгерской Народной Республике Л. Соос описал подвид *Daudebardia rufa hydrophila*, живущий в источниках, половые органы которого сильно отличаются от половых органов *D. pannonica* и *D. getica* (Соос 1955), (рис. 4). Другие два подвида *Daudebardia rufa bükkiensis* J. Wagner и *Daudebardia rufa pozsegica* J. Wagner были определены недавно в Венгерской Народной Республике и в Федеративной Народной Республике Югославия (Хорватия) по редким или уникальным экземплярам.

Daudebardia rufa getica nov. subsp., в отличие от номинативного вида и других разновидностей с более близким распространением, отличается как по своим морфологическим и анатомическим признакам, так и особым биотопом (равнина, дубовые леса) и распространением на юг от Карпат. Эти новые местности, расположенные вокруг Бухареста, сильно расширяют географический ареал *Daudebardia rufa* как на севере Балканского полуострова, так и на востоке Европы. Найденные экземпляры находятся в Бухарестском музее естественной истории имени Григоре Антипа.

ЛИТЕРАТУРА

1. S. Clessin, *Deutsche Excursion Molluskenfauna*, Nürnberg, 1884.
2. P. Ehrmann, *Mollusken (Weichtiere)* ь *Die Tierwelt Mittel-Europas*, Leipzig, 1933, Том II.
3. P. Fischer, *Monographie des Daudebardia*, Journ. Conchyologique, Paris, 1856, Том V.
4. D. Geyer, *Unsere Land und Süsswasser Mollusken*, Stuttgart, 1927.
5. Al. V. Grossu, *Gastropoda Pulmonata* ь *Fauna R.P.R.*, Bucureşti, Том 3, Выпуск I, 1955.
6. M. A. Ionescu, *Speciile de Daudebardiinae (Gaster. ter.) din Romînia*, Bul. Soc. Nat. Rom., 1934, *5*.
7. M. Kimakowicz, *Beitrag zur Molluskenfauna Siebenbürgens*, II. Nachtrag., Verh. u. Mitteilung. des Siebenbürg. Vereins f. Naturw. Hermannstadt, 1890 , **40**.
8. W. Kobelt, *Rossmässler's Iconographie der Land und Süsswasser Mollusken*, Wiesbaden, 1904, Том XI (Новая серия).
9. Н. М. Лихарев, Е. С. Раммелмейер, *Наземные моллюски фауны СССР*, Изд. Акад. Наук СССР, Москва, 1952.
10. A. L. Montandon, *Notes sur la faune malacologique de la Roumanie*, Bul. Soc. ştiinţ., Bucureşti, 1906, **15**.
11. Lajos Soós, *A Kárpát medence Mollusca faunája*, Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, 1943.
12. — *On Hungarian Daudebardiae*, Acta Zoologica, Budapest, 1955, **1**, *3—4*.

Доложено на заседании 14 апреля 1956 г.

VERGLEICHENDE ANATOMIE UND BEDEUTUNG DER *VALVULA CEREBELLI* DER KNOCHENFISCHE

VON

PETRU BĂNĂRESCU

Die *Valvula cerebelli* ist ein Organ des Gehirnes, welches den Knochenfischen eigen und innerhalb dieser Gruppe sehr veränderlich ist. Die verschiedenen Valvula-Typen wurden bis jetzt zu wenig studiert und zwar nur auf Grund ihrer äußerlichen Morphologie : F. Mayer [13], E. Baudelot [3], G. O. Malme [12] (der letztere unterschied bis jetzt als einziger mehrere Valvula-Typen — den Gadidtypus, die Valvula quadrigemina, den Mugilid-, Carangid- und Abramidtypus — aber ausschließlich auf Grund der äußerlichen Morphologie der Valvula), A. Schaper [14], V. Haller von Hallerstein [8], dann V. Franz [6], der als einziger die Valvula histologisch, zwar kurzgefaßt, studierte. Er bewies daß die Valvula ein Sack ist, welcher innen aus Molekulärstoff, außen aus Körnerstoff besteht und eine Ausstülpung der Schädelhöhle (*Cavum cranii*) enthält. In einer anderen Arbeit zeigt Franz [7], daß die Valvula der Mormyriden von der Cyprinidvalvula abstammt und beschreibt bei dieser Gelegenheit die Cyprinidvalvula.

I. VERGLEICHENDE ANATOMIE

Das vergleichende Studium der Valvula, auf Grund von Sektionen, an Vertretern von 58 Teleosteerfamilien, ermöglichte mir folgende 9 Valvulatypen zu unterscheiden, die im allgemeinen mit G. O. Malme's Typen nicht übereinstimmen. In einem vorhergehenden Bericht beschrieb ich davon schon 6 Typen [2].

1. *Der Gadidtypus* scheint der Grundtypus zu sein. Ich fand ihn bei sehr vielen Familien aus verschiedenen Ordnungen : *Sauridae*, *Gadidae*.

Gasterosteidae, Syngnathidae, Poeciliidae, Uranoscopidae, Blenniidae, Ophidiidae, Callyonimidae, Gobiidae, Cottidae, Pleuronectidae, Soleidae und *Gobiesocidae.*

Diese Valvula hat die Form eines Sackes, deren ventrale Wand (welche wir „direktes Blättchen" nennen) die vordere Fortsetzung des Kleinhirnkörpers ist. Die dorsale Wand („reflexes Blättchen") ist die nach hinten gerichtete Aufstülpung der ventralen und ist mit dem Mittelhirndach durch eine dünne Membrane (*Velum anticum*) verbunden. V. Franz hat gezeigt, daß die Valvula innen aus Molekularstoff und außen aus Körnerstoff besteht. Es sind also zwei konzentrische Säcke. Der äußere ist aber gewöhnlicherweise unvollkommen und läßt die dorsale Oberfläche des inneren unbedeckt. Der Raum im Innern der Valvula (*Cavum cranii*) ist durch Eindringen des extrazerebralen Raumes entstanden.

So ist z.B. die Valvula der Gadidart *Lota lota* (Abb. 1, 2, 3) gebaut. Das *Cavum cranii* ist waagerecht, die dorsale Oberfläche der Valvula ist fast flach, mit einer engen und wenig tiefen mitteldorsalen Rinne.

Die Valvula der Gobiiden (*Gobius ophiocephalus, G. cephalarges*) ist kürzer, ihre Wände dicker, das *Cavum cranii* etwas geneigt. Der Durchschnitt der Valvula ist rund. Die Körnerschicht verdickt sich seitlich dorsal und bedeckt fast die ganze dorsale Oberfläche der Valvula. Die dorsale Rinne ist tief aber sehr eng, die ventrale tief und breit.

Die Poeciliidart *Mollinesia liberti* hat eine breite Valvula mit einer, besonders seitlich-ventral, verdickten Körnerschicht; die Oberfläche ist im vorderen Teil schwach eingebuchtet, im hinteren gewölbt. Es gibt keine dorsale Rinne; die ventrale ist breit, aber niedrig.

Gasterosteus aculeatus hat eine noch breitere und niedrigere Valvula; die dorsale Rinne ist breit und niedrig, die ventrale eng und tief.

Bei *Blennius sanguinolentus* (Abb. 4) ist der Durchschnitt der Valvula rund; die Körnerschicht verdickt sich dorsolateral und die Oberfläche der Valvula wird deshalb stark eingebuchtet.

Bei *Ophidium barbatum* (Abb. 5, 6) ist die Valvula schräg, fast senkrecht, hoch, seitlich zusammengedrückt, in einer Vertiefung des *Tegmentums mesencephali* gelegen. Die Körnerschicht ist dick, nur seitlich und ventral vorhanden. Auf der dorsalen Fläche biegt sich die Molekularschicht auf die Körnerschicht zurück. (Abb. 6). Die Oberfläche der Valvula ist in der Mitte eingebuchtet.

Bei *Syngnathus nigrolineatus* ist die Valvula breit und niedrig, ihre dorsale Oberfläche gewölbt, die untere dagegen eingebuchtet. Die Körnerschicht ist seitlich dick, ventral dünn; sie fehlt auf der dorsalen Fläche.

Bei *Saurus saurus* ist die Valvula noch breiter und abgeplatteter, ihre Flächen sind aber gewölbt. Die Körnerschicht ist fast nur seitlich vorhanden.

Bei *Cottus gobio* ist die Valvula sehr klein, in Form einer Platte; die Dorsalfläche ist waagerecht, die dorsale Rinne sehr schwach.

Bei den folgenden drei Familien ist das reflexe Blättchen stark reduziert. Bei *Uranoscopus scaber* (Abb. 7) ist die Valvula unter den Hinterhirnkörper verdrängt und in einer Vertiefung des *Tegmentums mesencephali* gelegen; das reflexe Blättchen ist zu einem fast senkrechten *Velum*

anticum reduziert. Noch kleiner ist die Valvula bei *Callionymus*, bei welchem sie aber nicht unter das Kleinhirn verdrängt ist. Die stärkste Verkleinerung bemerkt man bei den Gobiesociden: *Lepadogaster gouani* und *L. decandollei*, bei welchen die Valvula nur aus dem direkten Blättchen besteht, das zu einer kurzen Fortsetzung des Kleinhirnkörpers reduziert ist. Vom reflexen Blättchen ist nur ein schräges *Velum anticum* übrig geblieben.

Bei den folgenden zwei Familien ist die Valvula dagegen komplizierter.

Bei *Solea solea* (Abb. 8) ist die Valvula z.T. unter das Kleinhirn verdrängt und das *Cavum cranii* bildet eine hintere Verzweigung (*ramus posterior cavi cranii*). Der Hauptstamm des *Cavum cranii* ist schräg und hat die Neigung sich zu verzweigen und das direkte Blättchen diejenige sich zu falten. Die Körnerschicht ist auf der ventralen Fläche etwas dikker, die Dorsalfäche der Valvula ist vorne eingebuchtet, rückwärts waagerecht; die zwei Rinnen sind tief. Die Valvula liegt in einer Vertiefung des *Tegmentums mesencephali*.

Auch bei *Pleuronectes flessus* (Abb. 9) gibt es einen *R. posterior cavi cranii* und der Hauptstamm hat eine Neigung sich zu verzweigen. Auch diese Valvula ist in einer „U"-förmigen Vertiefung des Tegmentums gelegen.

Trotz der Variationen, welche die Valvulen dieses Typus zeigen, bestehen sie doch nur aus einem einfachen Sack. Die Verfasser, welche die Variation der Valvula schon auf Grund ihres Aussehens studierten (F. Mayer, G. O. Malme) legen der Tatsache eine zu große Wichtigkeit bei, ob die Valvula eine oder keine dorsale Rinne aufweist.

2. *Der Salmonidtypus.* Diesen Typus fand ich, in typischer Form, bei den *Salmonidae*, *Percidae*, *Mullidae*, *Trachinidae*, *Stromateidae*, *Rhombidae*. Ferner zeigt die Valvula bei anderen fünf Familien — *Umbridae*, *Ophiocephalidae*, *Atherinidae*, *Scorpaenidae* und *Tetrodontidae* — einen Übergang vom Gadid- zum Salmonid-, Centrarchid- und Carangidtypus.

Der Salmonidtypus entstand aus dem Gadidtypus durch die Verlängerung und Verfaltung des reflexen Blättchens, welches auf diese Weise einen „Dorsalsack" bildet, der oberhalb des „Ventralsackes" liegt. Der Ventralsack vertritt allein die Gadidvalvula. Da die ventrale Wand des dorsalen Sackes die vordere Fortsetzung des reflexen Blättchens ist, nenne ich sie das retroflexe Blättchen und die dorsale Wand des dorsalen Sackes das retroreflexe Blättchen. Das *Cavum cranii* verzweigt sich in: *R. dorsalis cavi cranii* (Abb. 10, 12) und *R. ventralis*. Zuweilen gibt es noch einen *R. posterior*. Die zwei Säcke berühren sich an ihren körnigen Schichten, welche ineinander gehen. Ihre Molekularschichten bleiben aber dabei voneinander unabhängig. Zwischen die zwei Säcke dringt ein Divertikel des Mittelhirnventrikels. Bei den Salmoniden und Atheriniden gibt es oberhalb des dorsalen Sackes noch einen „Supradorsalsack", welcher einen *R. supradorsalis cavi cranii* enthält (Abb. 13).

Die typischste Salmonidvalvula gibt es bei den Perciden, bei welchen die zwei Säcke waagerecht sind und der dorsale etwa halb so lang wie der

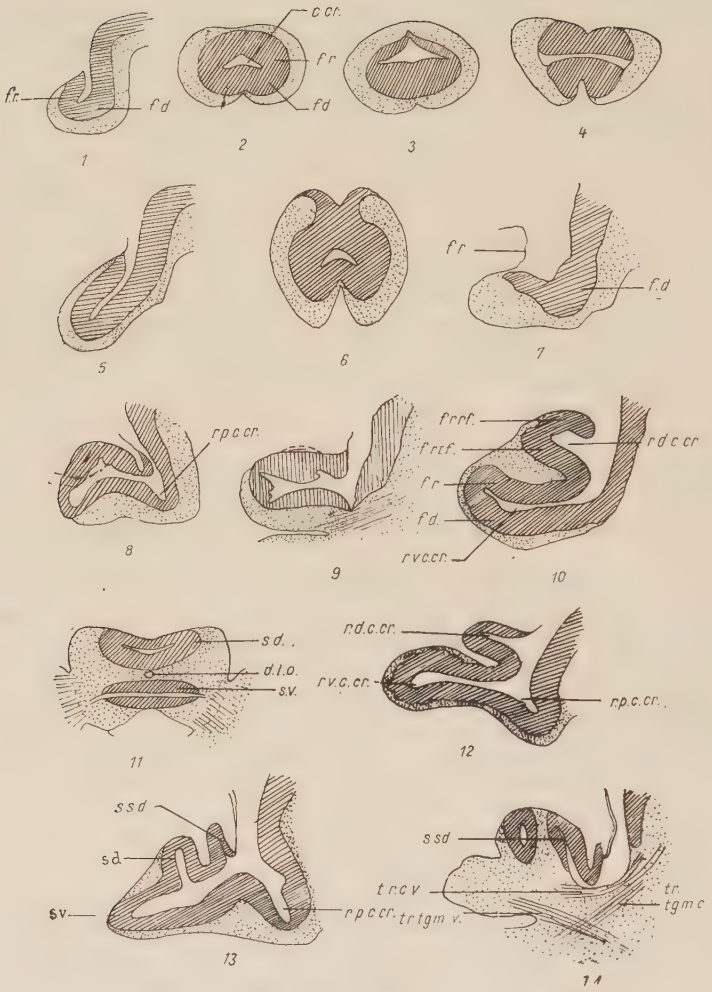


Abb. 1 — 14. — 1. *Lota lota*, Längsschnitt durch die *Valvula cerebelli*; *f. d.* = direktes Blättchen; *f. r.* = reflexes Blättchen. — 2. *Lota lota*, Querschnitt durch die Valvula; *c. cr.* = *cavum cranii*. — 3. *Lota lota*, hinterer Querschnitt durch die Valvula. — 4. *Blennius sanguinolentus*, Querschnitt durch die Valvula. — 5. *Ophidium barbatum*, Längsschnitt durch die Valvula. — 6. *Ophidium barbatum*. Querschnitt durch die Valvula. — 7. *Uranoscopus scaber*, Längsschnitt durch die Valvula. — 8. *Solea solea*, Längsschnitt durch die Valvula; *r. p. c. cr.* = *ramus posterior cavi cranii*. — 9. *Pleuronectes flessus*, Längsschnitt durch die Valvula. — 10. *Acerina schraetzer*, Längsschnitt durch die Valvula; *f. rtf* = retroflexes Blättchen; *f. rrf.* = retroreflexes Blättchen; *r. v. c. cr.* = *ramus ventralis cavi cranii*; *r. d. c. cr.* = *ramus dorsalis cavi cranii*. — 11. *Perca fluviatilis*, Querschnitt durch die Valvula; *s. d.* = Dorsalsack; *s. v.* = Ventralsack; *d. l. o.* = Divertikel der *Lobi optici*; — 12. *Scophthalmus maeoticus*, sagittaler Längsschnitt durch die Valvula. — 13. *Salmo trutta fario*, sagittaler Längsschnitt durch die Valvula; *s. sd.* = Supradorsalsack. — 14. *Salmo trutta fario*, parasagittaler Längsschnitt durch die Valvula; *tr. tgm. c.* = *tractus tegmento-cerebellaris*; *tr. tgm. v.* = Valvulare Seite des *Tractus tegmento-cerebellaris*; *tr. c. v.* = *tractus cerebelli-valvularis*.

ventrale ist. So ist es bei *Perca fluviatilis* (Abb. 11), *Aspro streber*, *Acerina schraetzer*. Bei jungen Perciden, z.B., bei einem 15 cm langen *Acerina cernua*, gibt es dagegen eine Gadidvalvula. Die Verlängerung und Verfaltung des reflexen Blättchens geschieht also während des aktiven Lebens der Tiere.

Bei *Trachinus draco* ist der dorsale Sack ein wenig breiter als der ventrale und fast genau so lang wie dieser. Bei *Mullus barbatus ponticus* dagegen, ist der Dorsalsack viel kürzer, aber breiter als der ventrale. Bei den Rhombiden (*Scophthalmus maeoticus*) (Abb. 12) und bei den Stromateiden gibt es einen *R. posterior cavi cranii*. Die zwei Säcke sind waagerecht.

Bei *Salmo trutta fario* (Abb. 13, 14) gibt es einen sehr langen *R. posterior cavi cranii* und einen Supradorsalsack. Der Ventralsack ist waagerecht, der dorsale fast senkrecht, der supradorsale schräg. Der Körnerstoff dringt in den *Ramus ventralis* und füllt ihn in einem gewissen Maße aus (Abb. 15). Das Ventrikel des Mittelhirnes bildet auch zwischen dem dorsalen und dem supradorsalen Sack eine Verzweigung. *R. ventralis* und *R. supradorsalis* öffnen sich, voneinander unabhängig, an der Oberfläche des Hirnes; *R. dorsalis* trennt sich vom *R. ventralis*.

Bei diesen 6 Familien sind die zwei, bzw. die drei Säcke gut entwickelt und voneinander durch eine dicke Körnerschicht und durch je ein Divertikel des Mittelhirnventrikels getrennt. Bei den folgenden Familien ist dagegen der Dorsalsack kurz — eine einfache kurze Faltung der Molekularschicht des reflexen Blättchens — und zwischen beiden Säcken gibt es keine Körnerschicht.

Umbra krameri (Abb. 16, 17) hat eine sehr kurze Valvula mit einem senkrechten *Cavum cranii*, welcher je einen breiten aber kurzen Ventral- und Hinterast bildet. Der Dorsalast trennt sich vom gemeinsamen oberen Teil des *Cavum cranii*; er ist sehr kurz und eng. Der Dorsalsack besteht aus einer schwachen Falte der Molekularschicht.

Auch *Scorpaena scrofa* (Abb. 18, 19) hat eine kurze aber hohe Valvula; das *Cavum cranii* ist senkrecht, bildet einen waagerechten *R. ventralis* einen schrägen *R. posterior* und einen engen *R. dorsalis*. Der Dorsalsack ist auf den Seiten der Valvula ziemlich gut entwickelt, im Sagittalplan aber sehr kurz, neigt also dazu zwei Seitenlappen zu bilden, was einen Übergang zum Carangid- und Centrarchidtypus zeigt.

Bei zwei *Tetrodon*arten (Abb. 20, 21) ist der Dorsalsack etwas stärker entwickelt als bei der vorhergehenden Art; auch hier ist er aber nur auf den Seiten entwickelt, wie zwei fast senkrechte Beutel.

Ophiocephalus sp. hat eine kurze Valvula, mit einem senkrechten *Cavum cranii*; aus diesem verzweigt sich ein schräger *R. posterior* und fast waagerechter *R. dorsalis* und *R. ventralis*. Der Dorsalsack ist verhältnismäßig lang; zwischen ihn und den Ventralsack dringt ein wenig Körnerstoff (Abb. 22).

Bei *Atherina mochon pontica* (Abb. 23) fehlt der *R. posterior cavi cranii*; dagegen gibt es einen Supradorsalsack. Der Ventralsack ist waagerecht, der dorsale und supradorsale fast senkrecht; beide sind auf den Seiten der Valvula verhältnismäßig lang und in der Mitte sehr kurz.

Wie man sieht, gibt es, innerhalb des Salmonidtypus, große Variationen; die zu diesem Typus gehörenden Valvulen können zu den folgenden 6 „Stadien" verteilt sein:

a. Das *Umbridstadium*: der Dorsalsack sehr kurz, *R. posterior* vorhanden.

b. Das *Scorpaenidstadium*: der Dorsalsack etwas mehr entwickelt und z.T. in zwei Seitenbeutel geteilt. *R. posterior* vorhanden. Bei den Ophiocephaliden, Scorpaeniden und Tetrodontiden.

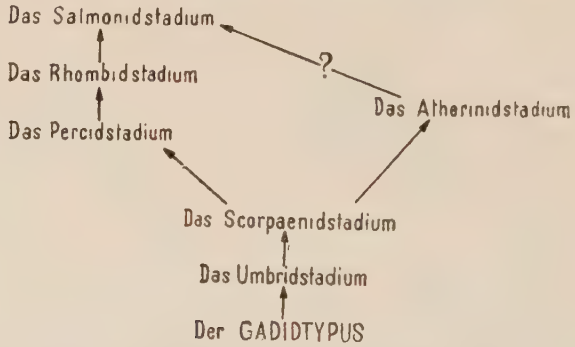
c. Das *Percidstadium*: der Dorsalsack deutlich, vom ventralen durch eine Körnerschicht und einen Divertikel des Mittelhirnventrikels getrennt. Ohne *R. posterior*. Bei den Perciden, Mulliden, Trachiniden.

d. Das *Rhombidstadium*: wie bei dem vorigen, aber mit *R. posterior*. Bei den Rhombiden und Stromateiden.

e. Das *Atherinidstadium*: Dorsal- und Supradorsalsäcke kurz und schräg, vom ventralen nicht durch Körnerschicht getrennt. Ohne *R. posterior*.

f. Das *Salmonidstadium*: wie bei dem Rhombidstadium, aber mit einem Supradorsalsack.

Man kann diese Stadien folgenderweise voneinander ableiten:



Das Aussehen der Valvula des Salmonidtypus ist das von zwei aufeinander folgenden Knollenpaaren: das zweite Paar, das höher ist, entspricht der hinteren Hälfte der Valvula, in welcher der Dorsalsack den ventralen bedeckt. Das paarweise Aussehen verdankt diese Valvula der dorsalen Furche, welche bei allen Salmonidvalvulen zugegen ist. Darum nennt G. O. Malme diesen Typus „Valvula quadrigemina". Dasselbe Aussehen besitzen aber auch andere Valvulentypen (der Clupeid-, Holocentrid- und Carangidtypus) deren innerer Bau ein ganz anderer ist.

3. *Der Ammodytidtypus.* Dieser Typus, den ich nur bei den *Ammodytiden* fand, stammt aus dem Gadidtypus und hat sich ähnlich wie der Salmonidtypus entwickelt. Die Valvula vom *Ammodytes cicerellus* (Abb. 24, 25, 26) ist ein langer aber niedriger Sack. Das *Cavum cranii* ist senkrecht und gibt einen schräg nach hinten gebeugten, breiten aber kurzen *R. posterior*, der dorsal gelegen ist; er dringt ins Innere des Kleinhirnkörpers, aber nicht unter diesen. Der Hauptstamm des *Cavum cranii*

setzt sich schräg nach unten fort und wird dann fortlaufend waagerecht. Das direkte Blättchen ist waagerecht, seine Molekularschicht klein und eng. Die Molekularschicht des reflexen Blättchens ist seitlich wie zwei Platten verdickt und im Sagittalplan sehr dünn. Sie ist mehrmals gefaltet und bildet also sieben fast senkrechte Säcke. Das *Cavum cranii* bildet in all diesen Säcken schwache Divertikeln; die Körnersubstanz dringt ein wenig zwischen diese Säcke. Die sieben Säcke sind nur seitlich vorhanden, man sieht sie darum nur in parasagittalen (Abb. 24) und nicht in sagittalen Schnitten (Abb. 25). Das wichtigste Merkmal dieser Valvula ist also die mehrfache und etwas unregelmäßige Verfaltung des reflexen Blättchens.

4. *Der Clupeidtypus.* Diesen Typus fand ich bei den Clupeiden und Engrauliden; er stammt aus dem Gadidtypus. Er wird durch einen sehr starken *R. posterior* gekennzeichnet. Das direkte Blättchen bildet von Anfang an eine starke Falte (Abb. 27, 28). Diese Falte besteht, aber viel schwächer, auch bei einigen Gadid- und Salmonidvalvulen (bei *Scorpaena Solea, Pleuronectes* und besonders bei *Salmo*). Beim Clupeidtypus dringt in diese Falte auch ein wenig Körnersubstanz ein (Abb. 27). Das wichtigste Merkmal des Clupeidtypus ist aber das Vordringen der Körnersubstanz zwischen die Molekularschichten des direkten und des reflexen Blättchens, wodurch das *Cavum cranii* von dieser Körnerschicht ausgefüllt wird und so zu einem engen Zentralkanal reduziert wird. In Querschnitten (Abb. 29) sieht man diese Valvula folgenderweise: dorsal die Molekularschicht des reflexen Blättchens, dann eine Körnerschicht welche sagittal durch einen engen Kanal unterbrochen wird (letzte Spur des *Cavum cranii*) und, ventral, die Molekularschicht des direkten Blättchens. Die Seiten der Valvula bestehen aus Körnersubstanz. Auch bei den *Salmoniden* bemerkt man das Vordringen der Körnersubstanz in den *R. ventralis cavi cranii*, aber in viel schwächerem Maße. Die Körnersubstanz, welche bei den Clupeiden das *Cavum cranii* erfüllt, ist mit der Körnermasse des Kleinhirnkörpers direkt verbunden (Abb. 28).

Da dieser Typus bei zwei nahe verwandten Familien vorkommt, variiert er sehr wenig.

Von außen gesehen, erinnert die Clupeidvalvula einigermaßen an die Salmonidvalvula und darum betrachtet Malme die Valvula der Clupeiden auch als zum Typus „Valvula quadrigemina" gehörig.

5. *Der Holocentridtypus.* Auch dieser Typus entstand aus dem Gadidtypus, in einer ähnlichen Weise wie der Salmonidtypus . Beim Holocentridtypus gibt es einen *R. post.cavi cranii.* Das direkte Blättchen ist schwach gewellt; das reflexe ist, am Hinterende der Valvula, nach vorne geknickt, geht also in das retroflexe Blättchen über. Dieses ist aber nicht, wie beim Salmonidtypus, über, sondern unter dem Ventralsack gelegen, nach unten und nach vorne gerichtet. In dieser Weise entsteht ein „innerer Sack", der in das Innere der Valvula dringt und dem Dorsalsack des Salmonidtypus entspricht. Die dorsale Wand des inneren Sackes entspricht dem retroflexen, die ventrale dem retroreflexen Blättchen. Der abgeschlossene Raum des inneren Sackes gehört aber nicht zum *Cavum cranii*, sondern ist ein Divertikel des Mittelhirnventrikels. Beim Holocentridtypus kann man von keinem *R. dorsalis* und *R. ventralis cavi cranii*

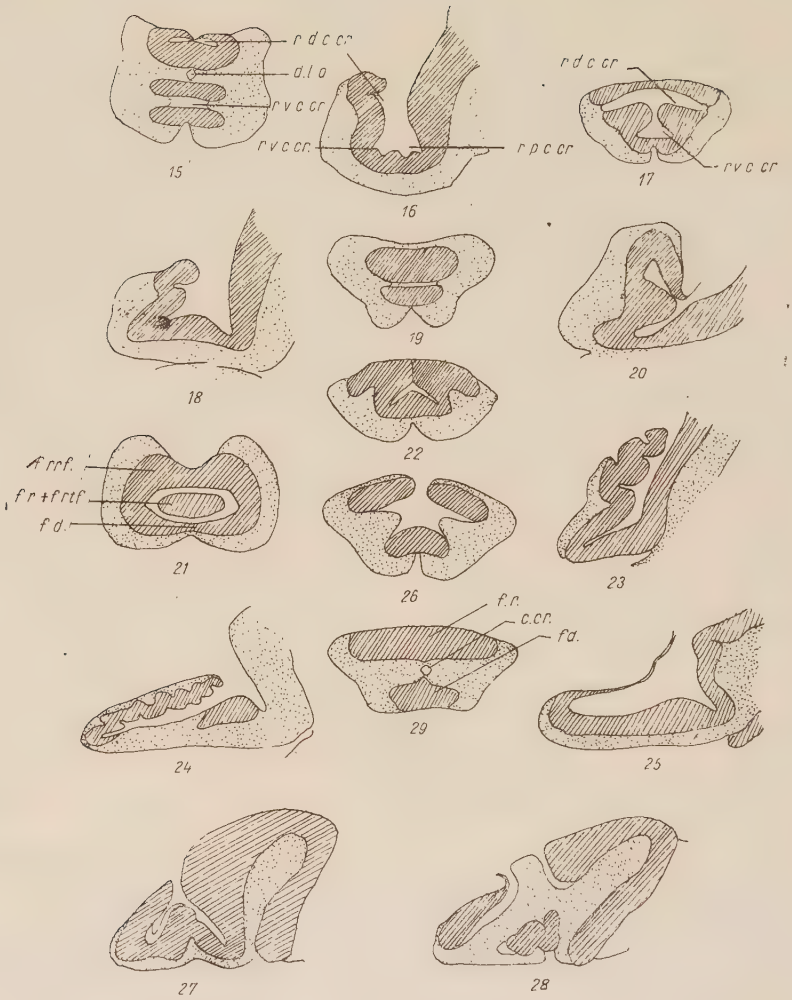


Abb. 15 — 29. — 15. *Salmo trutta fario*, Querschnitt durch die Valvula. — 16. *Umbra krameri*, Längsschnitt durch die Valvula. — 17. *Umbra krameri*, Querschnitt durch die Valvula. — 18. *Scorpaena scrofa*, Längsschnitt durch die Valvula. — 19. *Scorpaena scrofa*, Querschnitt durch die Valvula. — 20. *Tetrodon* sp., parasagittaler Längsschnitt durch die Valvula. — 21. *Tetrodon* sp., Querschnitt durch die Valvula. — 22. *Ophiocephalus* sp., Querschnitt durch die Valvula. — 23. *Atherina mochon pontica*, parasagittaler Längsschnitt durch die Valvula. — 24. *Ammodytes cicerellus*, parasagittaler Querschnitt durch die Valvula. — 25. *Ammodytes cicerellus*, sagittaler Längsschnitt durch die Valvula. — 26. *Ammodytes cicerellus*, Querschnitt durch die Valvula. — 27. *Clupeonella delicatula*, sagittaler Längsschnitt durch die Valvula. — 28. *Clupeonella delicatula*, parasagittaler Längsschnitt durch die Valvula. — 29. *Clupeonella delicatula*, Querschnitt durch die Valvula.

sprechen, sondern vom *R. anterior*, welcher zwischen dem direkten Blättchen und dem wenig geneigten Teil des reflexen Blättchens gelegen ist und vom *R. superior*, der zwischen dem stark geneigten Teil des reflexen Blattes und dem retroflexen Blatt liegt.

Diesen Typus fand ich bei zwei systematisch entfernten Arten: beim Sudiden *Chlorophthalmus agassizi* (Abb. 30, 31, 32) aus der Ordnung *Iniomi* und beim Holocentrid *Myripristis mundjar* (Abb. 33) aus der Ordnung der *Beryciformes*. Die großen Unterschiede zwischen den beiden Valvulen sind aus den Abbildungen ersichtlich. Bei *Myripristis* ist die Valvula viel komplizierter: es gibt innerhalb des ersten Sackes einen zweiten inneren Sack. (Dieser zweite innere Sack entspricht dem Supradorsalsack der *Salmoniden* und *Atheriniden*.)

Das Aussehen einer Valvula dieses Typus hat noch niemand beschrieben. Offenbar haben diese Valvulen dasselbe Aussehen wie die Valvulen des Salmonidtypus (also wie Malmes „Valvula quadrigemina").

6. *Der Carangidtypus.* Diesen Typus, der dem Carangid und z.T. dem Mugilid- und Quadrigeminatypus Malmes entspricht, fand ich bei 15 Familien: *Esocidae*, *Apogonidae*, *Theraponidae*, *Serranidae*, *Carangidae*, *Maenidae*, *Sparidae*, *Chaetodontidae*, *Pempheridae*, *Pomacentridae*, *Labridae*, *Zanclidae*, *Anabantidae*, *Scombridae* und *Triglidae*. Obwohl er bei so vielen Familien vorkommt, ist er viel einheitlicher als der Gadid-, Salmonid- und Holocentridtypus. Er entstammt dem Salmonidtypus, durch die Trennung des Dorsalsackes — im Sagittalplan — in zwei Hälften die wir, nach V. Franz, Seitenlappen („Lobi laterales") nennen. Seitlich sind diese Lappen von Körnersubstanz begrenzt, während im Sagittalplan Molekularsubstanz anliegt, welche die Form eines Halbmondes hat, dessen Öffnung nach außen zugewendet ist (dem Sagittalplan zu). *R. dorsalis cavi cranii* ist also in zwei Hälften getrennt; jede ist in einem Seitenlappen gelegen. Dieser Teil des *Cavum cranii* ist also in der Nähe des Mittelhirnventrikels gelegen und von diesem nur durch ein schmales *Velum anticum* getrennt (Abb. 34, 35, 36, 37 usw.). In einigen Fällen geht das *Velum anticum* von einem Seitenlappen zum anderen oberhalb des Ventralsackes über und schließt also, zwischen den Seitenlappen und dem Ventralsack einen Raum ab, der zum Mittelhirnventrikel gehört (und dem Divertikel dieses Ventrikels, welche beim Salmonidtypus zwischen den Dorsal- und Ventralsack dringt, homolog ist).

Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Valvulen des Carangidtypus bestehen in der ungleichen Entwicklung der Seitenlappen. Ein primitives Stadium gibt es bei *Esox lucius* (Abb. 34) bei welcher Art die Seitenlappen nur die hintere Hälfte des Ventralsackes decken. Dieses bei Erwachsenen; bei Jungfischen (13 mm Körperlänge) fand ich dagegen eine typische Gadidvalvula.

Bei *Apogon imberbis* (Abb. 35) sind die Seitenlappen noch kürzer. Bei *Trigla aspera* (Abb. 36) sind der Ventralsack und die Seitenlappen gleich lang und dick. Eine sehr ähnliche Valvula besitzt der Labrid *Crenilabrus ocellatus*, bei welchem aber die Seitenlappen eher dorsal liegen, und der Anabantid *Trichogaster trifasciatus*, bei welchem die zwei Äste des *Cavum cranii* sehr eng sind.

Beim Pomacentrid *Heliastes chromis* sind die Seitenlappen dicker als der Ventralsack und ihre Molekularschicht noch einmal gefaltet: die Seitenlappen entsprechen also auch dem Supradorsalsack. Bei *Serranus hepatus* sind die Seitenlappen etwas kürzer als der Ventralsack und eher dorsal gelegen; bei *Pempheris tragula* und beim Maenid *Spicara smaris flexuosa* sind sie dagegen länger, dicker und seitlich gelegen. Bei *Therapon jarbua* (Abb. 37) sind die Seitenlappen kürzer und breiter als der Ventralsack; sie entsprechen auch dem Supradorsalsack.

Bei *Scomber scombrus* (Abb. 38, 39) und beim Carangid *Trachurus mediterraneus* (Abb. 40) sind die Seitenlappen länger und dicker als der Ventralsack. Bei der Chaetodontidart *Holacanthus lamarchi* sind die Seitenlappen besonders groß, etwa drei mal dicker als der Ventralsack, und viel länger.

Beim Sparid *Boops boops* (Abb. 41, 42) ist der Ventralsack kurz, die Seitenlappen sehr groß, mit stark gefalteter Molekularschicht; diese bildet noch zwei Säcke, oberhalb des dorsalen Sackes: den Supradorsalsack und noch einen, den wir „Hyperdorsalsack" nennen. Von diesen Säcken reicht nur der hyperdorsale bis zum hinteren Ende der Valvula.

Bei *Zanclus canescens* (Abb. 43) sind die Seitenlappen länger und dicker als der Ventralsack. Die Körnersubstanz dringt zwischen die direkte und die reflexe Molekularschicht tief ein und reduziert den *R. ventralis cavi cranii* stark. Das *Velum anticum*, welches den *R. dorsalis* vom Mittelhirnventrikel trennt, ist dicker als bei den anderen Valvulen des Carangidtypus.

Das Aussehen der Valvulen dieses Typus hat schon Malme beschrieben, welcher den Begriff „Carangidtypus" festlegte. Er betrachtete aber nur die Valvulen mit langen Seitenlappen als zu diesem Typus gehörig; die Valvulen mit kurzen, nur auf der hinteren Hälfte des Ventralsackes liegenden Seitenlappen (z.B. die vom *Esox*) nannte er dagegen „Valvulae quadrigeminae". Unser mikroskopisches Studium zeigte aber, wie wir schon sahen, daß die Seitenlappen solcher Valvulen ähnlich gebaut sind wie die des *Trachurus* usw.

Der Carangidtypus entstammt entweder dem Gadid- oder dem Salmonidtypus; ontogenetisch entwickelt er sich aus dem Gadidtypus.

7. *Der Centrarchidtypus.* Dieser Typus, den ich bei den *Belonidae*, *Cepolidae*, *Cichlidae*, *Centrarchidae* und *Mugilidae* fand, kann, wie der Carangidtypus, vom Salmonidtypus abgeleitet werden und zwar durch die Spaltung des Dorsalsackes in zwei Seitenlappen. In den Seitenlappen hat aber die Molekularschicht die Form eines Halbmondes (oder eines V) dessen Öffnung gegen die Seiten der Valvula zu und etwas ventral gerichtet ist (Abb. 47, 48, 50), während beim Carangidtypus diese Öffnung dorsal und sagittal ist. Der *R. dorsalis cavi cranii* liegt im Innern dieses Halbmondes und ist darum tief; beim Carangidtypus liegt er dagegen an der Oberfläche und ist vom Mittelhirnventrikel nur durch ein dünnes *Velum anticum* getrennt. Der Centrarchidtypus ist an Körnersubstanz immer reichhaltiger und diese umschließt im allgemeinen die Seitenlappen gänzlich. Wie beim Carangidtypus, können die Seitenlappen auch aus dem Supradorsalsack gebildet sein.

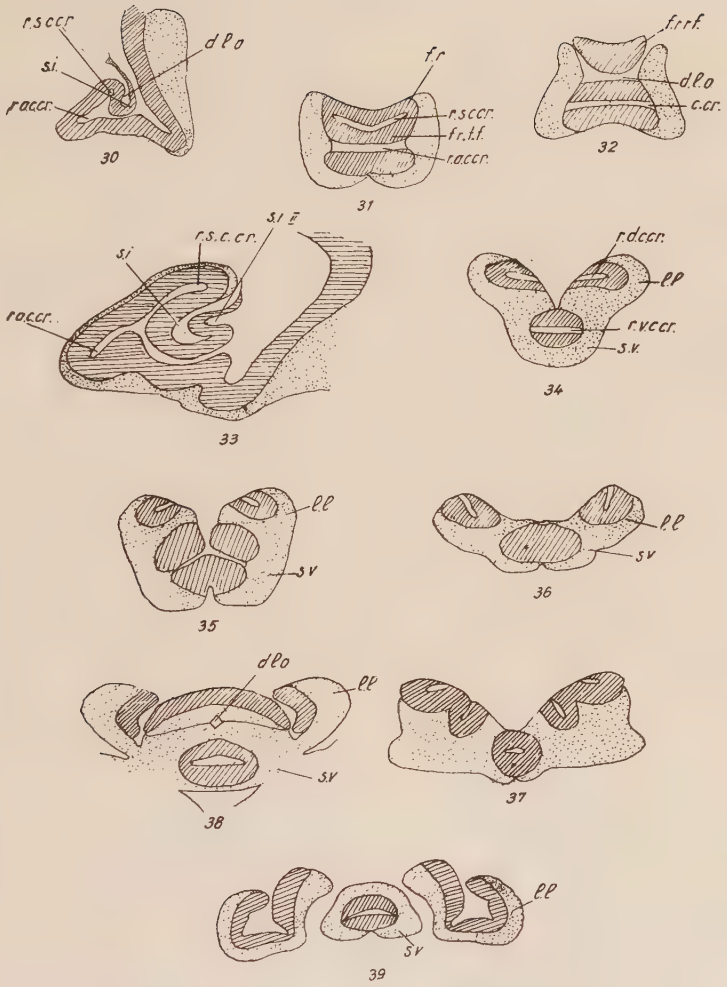


Abb. 30 — 39. — 30. *Chlorophthalmus agassizi,* sagittaler Längsschnitt durch die Valvula; *s. i.* = Der innerer Sack; *r. a. c. cr.* = *ramus anterior cavi cranii*; *r. s. c. cr.* = *ramus superior cavi cranii.* — 31. *Chlorophthalmus agassizi,* Querschnitt durch die Valvula. — 32. *Chlorophthalmus agassizi,* hinterer Querschnitt durch die Valvula. — 33. *Myripristis mundjar,* Längsschnitt durch die Valvula; *s. i. II.* = der 2. innere Sack. — 34. *Esox lucius,* Querschnitt durch die Valvula; *l. l.* = Seitenlappen. — 35. *Apogon imberbis,* Querschnitt durch die Valvula. — 36. *Trigla aspera,* Querschnitt durch die Valvula. — 37. *Therapon jarbua,* Querschnitt durch die Valvula. — 38 und 39. *Scomber scombrus,* Querschnitte durch die Valvula in verschiedenen Lagen.

Ontogenetisch entwickelt sich dieser Typus aus dem Gadidtypus; bei Jungfischen besteht die Valvula nur aus dem Ventralsack; später entstehen, rechts und links, je eine Ausstülpung des *Cavum cranii* (*R. ventralis*), welche den Molekularstoff verdrängen und so entstehen die Seitenlappen.

Dieser Typus ist ziemlich veränderlich. Bei *Belone belone* (Abb. 44, 45) sind die Seitenlappen kurz, umfassen aber auch den Supradorsalsack. Der *R. ventralis cavi cranii* ist waagerecht, *R. dorsalis* und *R. supradorsalis* fast senkrecht. Die zwei Hälften des Supradorsalsackes sind sehr seitlich gelegen. Zwischen die drei Säcke dringt die Körnersubstanz, jedoch kein Divertikel des Mittelhirnventrikels.

Bei *Cepola rubescens* (Abb. 46, 47) fehlen die Supradorsalsäcke. Die Seitenlappen sind waagerecht und decken mehr als eine Hälfte des Ventralsackes. Dieser Sack ist dazu geneigt sich vorne in drei Teile zu verzweigen (Abb. 46). Es gibt einen breiten und langen *R. posterior cavi cranii.*

Beim Centrarchid *Lepomis gibbosus* (Abb. 48, 49, 50) verfolgte ich die Entwicklung der Valvula. Bei einem Jungfisch (Hirnbreite : 2,5 mm) bestand die Valvula nur aus dem Ventralsack; die einzige Andeutung von Seitenlappen war eine Verdickung des reflexen molekulären Blättchens, in welches zwei kurze Äste des *Cavum cranii* eindrangen — erste Andeutung von *R. dorsalis* (Abb. 48). Bei einem anderen, gleichgroßen Jungfisch, war das reflexe molekulare Blättchen schon von dem der Seitenlappen durch eine Körnerschicht getrennt. Bei Erwachsenen (Abb. 49, 50) sind die Seitenlappen gut entwickelt, decken etwas mehr als die hintere Hälfte des Ventralsackes und sind breiter als dieser. In den Seitenlappen sind auch kurze und sehr seitlich gelegene Supradorsalsäcke (Abb. 50) vorhanden.

Beim Cichlid *Pterophyllum scalare* bestehen die Seitenlappen nur aus dem Dorsalsack; sie sind gleich lang wie der Ventralsack und mit diesem in ihrer ganzen Länge verwachsen.

Auch bei den Mugiliden gibt es den Centrarchidtypus, aber mit einigen Besonderheiten. Bei dieser Familie verfolgte ich die Entwicklung der Valvula. Bei einem 46 mm langen *M. cephalus*-Jungfisch bestand die Valvula nur aus dem Ventralsack; die Körnerschicht war, dorso-lateral, stark verdickt, in Form von zwei seitlichen Hörnern. Das reflexe Molekularblättchen war, im hinteren Teil, stark verbreitert (Abb. 51). Die seitlichen Hörner bestanden zum größten Teil, innerlich, aus diesem verbreiterten Molekularblättchen, welches die einzige Andeutung der Seitenlappen war. Bei einem größeren *M. auratus* haben die Seitenlappen dasselbe Aussehen wie bei erwachsenen *Belone* (vgl. Abb. 52 mit Abb. 43). Schließlich, erreichen die Seitenlappen bei einem erwachsenen *M. cephalus*, das vordere Ende der Valvula; in dieser Gegend sind sie vom Ventralsack entfernt. Im vorderen Teil der Valvula ist die Molekularschicht der Seitenlappen und der *R. dors. cavi cranii* tief gelegen (Abb. 53); im hinteren Teil, fehlt die Körnerschicht auf der Dorsalfläche der Seitenlappen, der *R. dorsalis* nähert sich allmählich der oberen Fläche der Valvula, bis er vom Mittelhirnventrikel nur durch ein dünnes *Velum anticum* getrennt

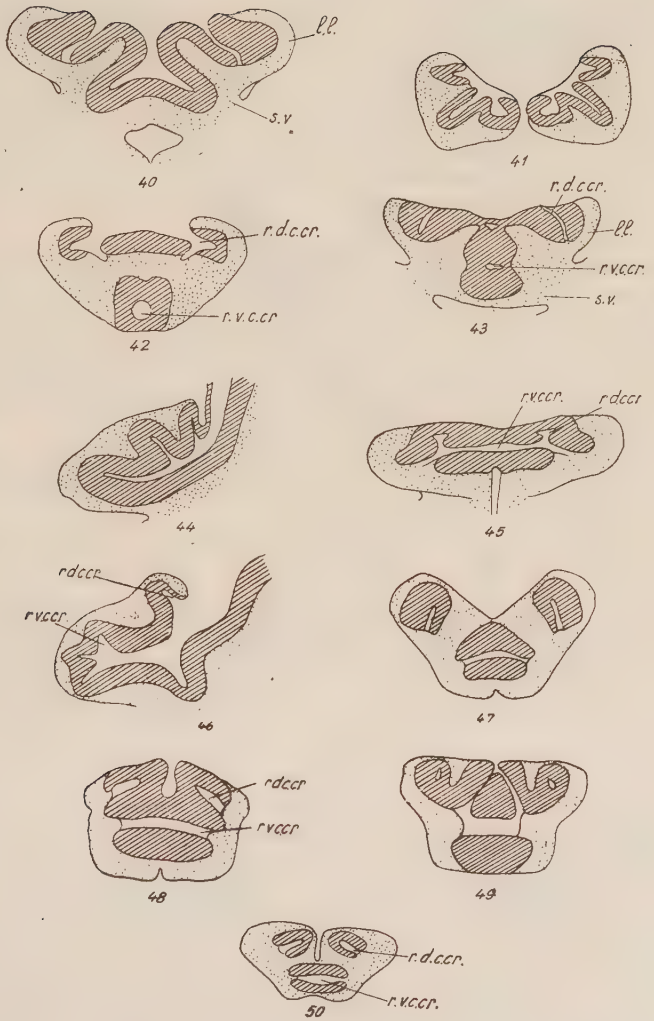


Abb. 40 — 50. — 40. *Trachurus mediterraneus,* Querschnitt durch die Valvula, — 41 und 42. *Boops boops,* Querschnitte durch die Valvula, in einer vorderen Lage (Abb. 41) und in einer hinteren (Abb. 42). — 43. *Zanclus canescens* , Querschnitt durch die Valvula. — 44. *Belone belone,* parasagittaler Längsschnitt durch die Valvula. — 45. *Belone belone,* Querschnitt durch die Valvula. — 46. *Cepola rubescens,* parasagittaler Längsschnitt durch die Valvula. — 47. *Cepola rubescens,* Querschnitt durch die Valvula. — 48. *Lepomis gibbosus,* Jungfisch, Querschnitt durch die Valvula. — 49 und 50. *Lepomis gibbosus,* ausgewachsener Fisch. Querschnitte durch die Valvula, in verschiedenen Lagen.

bleibt, wie beim Carangidtypus. Ein anderes Merkmal der Valvula der Mugiliden ist das Vorhandensein eines *R. posterior cavi cranii.*

Der Centrarchidtypus unterscheidet sich vom Carangid besonders durch die tiefe Lage des *Cavum cranii r. dorsalis*, was z.T. durch die große Dicke der Körnerschicht verursacht wird. Diese Tatsache gibt diesen zwei Typen ein ganz anderes Aussehen (vgl. Abb. 45, 47, 50 usw. mit Abb. 36, 37 usw.). Die Valvula von *Mugil* verbindet beide Typen: bei Jungen (und bei Erwachsenen im vorderen Teil der Valvula) ist der *R. dorsalis* tief gelegen; im hinteren Teil tritt er an die Oberfläche, wie beim Carangidtypus. Dieses wäre ein Anzeichen, daß der Centrarchidtypus primitiver wäre.

Das Aussehen der Valvulen dieses Typus variiert. Wenn die Seitenlappen kurz und dorsal gelegen sind, hat die Valvula den Anschein einer Salmonidvalvula; solche Valvulen hätte G. O. Malme als „Valvulae quadrigeminae" betrachtet. Die Valvula vom *Mugil* bezeichnete er dagegen als einen Übergang vom „Quadrigemin" - zum Carangidtypus und eine Valvula vom erwachsenen *Mugil* oder vom *Pterophilum* wäre von ihm als eine Carangidvalvula betrachtet worden.

Die sechs letztbeschriebenen Typen haben etwas gemeinsames: sie sind aus dem Gadidtypus, durch die Verlängerung und Verfaltung des reflexen Blättchens entstanden.

8. Der *Cyprinidtypus.* Diesen Typus fand ich bei den *Cyprinidae* und *Cobitidae.* G. O. Malme nennt ihn „Abramidtypus". Er entstammt einem primitiven oder regressiven Stadium des Gadidtypus, mit einem verdickten direkten Blättchen, einem dünnen reflexen Blättchen und einem dorsal gelegenen *Cavum cranii.* Beim Cyprinidtypus ist das direkte Blättchen sehr dick, fast rund im Durchschnitt; seine seitlichen und, z. T., seine ventrale Fläche sind von Körnersubstanz bedeckt. Das reflexe Blättchen wird, im Sagittalplan, zu einem dünnen *Velum anticum*; seitlich ist dieses Blättchen dagegen sehr dick und diese Seitenteile sind nicht mehr dorsal gelegen, sondern auf den Seiten des direkten Blättchens abgeglitten. Das *Cavum cranii* hat einen Hauptstamm zwischen dem direkten Blättchen und dem *Velum anticum* und zwei Äste zwischen dem ersten und den Seitenteilen (Abb. 56). Dieses Aussehen erinnert an den Carangidtypus. Dies ist aber nur eine äußerliche Ähnlichkeit, da die ganze Cyprinidvalvula nur mit dem Ventralsack der Carangidvalvula homolog ist. V. Franz [6] nennt „Lobi laterales valvulae" sowohl die Seitenlappen der Carangidvalvula, wie auch die Seitenteile der Cyprinidvalvula. In einer anderen Arbeit, [8] nennt er dagegen die letztgenannten „Seitenteile". Diesen Namen (*Partes laterales valvulae*) wähle ich auch.

Das direkte Blättchen, einfache Fortsetzung des Kleinhirnkörpers (Abb. 54), ist unter das Kleinhirn gedrängt; in dieser Weise entsteht ein *R. posterior cavi cranii.* Im hinteren Teil der Valvula ist ihre Molekularschicht schwach gewellt. Die Seitenteile sind seitlich und ventral von Körner-, dorsal und medial von Molekularsubstanz gebildet. Sie sind miteinander mittels eines *Velum anticum* verbunden, welches oberhalb des direkten Blättchens gelegen ist (Abb. 57). Das *Cavum cranii* ist im vorderen Teil der Valvula breit, im übrigen dagegen eng.

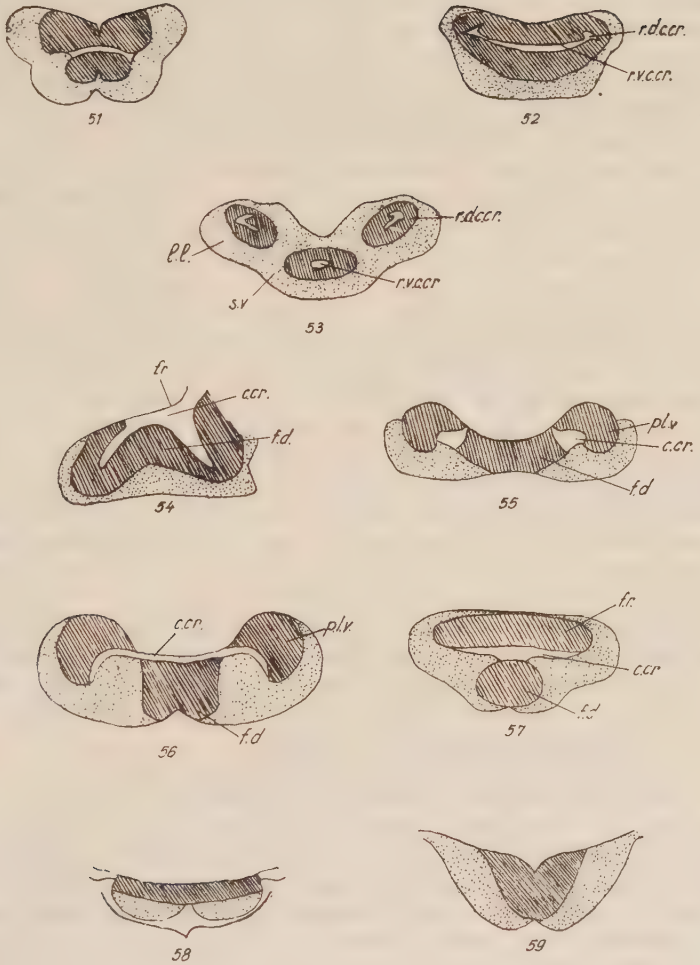


Abb. 51 — 59. — 51. *Mugil cephalus*, Jungfisch, Querschnitt durch die Valvula. — 52. *Mugil auratus*, nicht ganz ausgewachsener Fisch, Querschnitt durch die Valvula. — 53. *Mugil cephalus*, ausgewachsener Fisch, Querschnitt durch die Valvula. — 54. *Leuciscus cephalus*, sagittaler Schnitt durch die Valvula. — 55 und 56. *Leuciscus cephalus*, Querschnitte durch die Valvula, in einer vorderen Lage (Abb. 55) und in einer hinteren (Abb. 56); *p. l. v.* = *partes laterales valvulae*. — 57. Querschnitt durch die Valvula eines Characiniden. — 58. *Amiurus nebulosus*, Querschnitt durch die Valvula. — 59. *Silurus glanis*, Querschnitt durch die Valvula.

Dieser Valvulatypus variiert mit den verschiedenen Arten wenig; bei einigen ist die Valvula breiter, bei anderen höher usw. Auch die Größeverhältnisse zwischen dem direkten Blättchen und den Seitenteilen variieren. Ich studierte diese Variation bei 14 Cypriniden und 2 Cobitiden. Die größte Entwicklung erreicht die Valvula beim Cobitid *Nemachilus barbatulus*, bei welcher Art das direkte Blättchen den größten Teil der Valvula bildet (bei *Barbus barbus*, der eine ähnliche Lebensweise wie *Nemachilus* hat, sind dagegen die Seitenteile die größeren).

Das Aussehen dieser Valvula ist folgendes: ein Mittelteil, der vorne zwei nach hinten gerichtete Hörner hat (d.h. die Seitenteile). Dieses Aussehen beschrieb schon G. O. Malme. Nach V. Franz [7] besitzen auch die Mormyriden eine Valvula des Cyprinidtypus, mit sehr großen Seitenteilen.

Eine zwischen dem Gadid- und dem Cyprinidtypus stehende Valvula, fand ich bei einer unbestimmbaren Characinidart. Die Valvula dieses Fisches ist, im vorderen Teil, wie eine typische, breite Gadidvalvula gebaut, mit abgerundeten Seitenflächen; die Molekularschicht ist im reflexen Blättchen viel breiter als im direkten; im direkten ist sie aber höher. Das *Cavum cranii* ist breit, jedoch niedrig. Gegen die Mitte und den hinteren Teil der Valvula zu (Abb. 57) wird das reflexe Blättchen immer breiter und dünner, das direkte (die Molekularschicht) höher und die Körnersubstanz ist dazu geneigt, auch die Dorsalseite dieses Blättchens zu bedecken. Im hinteren Teil ist diese Valvula dem Cyprinidtypus sehr ähnlich.

Der Cyprinidtypus ist auch aus dem Gadidtypus durch die Vergrößerung der Valvula entstanden. Diese Vergrößerung besteht nicht, wie bei den übrigen 6 Typen, aus der Verlängerung und Verfaltung des reflexen Blättchens, sondern aus der Verdickung des direkten Blättchens und dem Abgleiten der Seitenteile auf dessen Seiten.

9. *Der Siluridtypus.* Diesen Typus fand ich bei den *Siluridae*, *Amiuridae* und *Callichthydae*; sicherlich kommt er auch bei den übrigen *Siluroidea* vor. Er entstammt dem Gadidtypus durch Vereinfachung, u. zw. durch Reduktion des reflexen Blättchens. Eine solche Reduktion gibt es auch bei einigen Valvulen vom Gadidtypus (vor allem bei *Uranoscopus* und *Lepadogaster*). Beim Siluridtypus verschwindet das Reflexblättchen gänzlich, was darum möglich ist, weil bei den Siluroiden die *Lobi optici* seitlich verdrängt sind. Die Valvula (bzw. das direkte Blättchen) ist die vordere Fortsetzung des Kleinhirnkörpers; seitlich setzt sich die Valvula mit dem *Torus longitudinalis* fort und, mittels diesem, mit dem *Tectum opticum*.

Bei *Amiurus nebulosus* (Abb. 58) ist die Valvula eine breite Platte, die aus einer ventralen Körner- und einer dorsalen Molekularschicht besteht. Die ventrale Einbuchtung ist tief und breit. Bei *Silurus glanis* (Abb. 59) ist die Valvula kleiner, enger aber höher; ihre Oberfläche ist schwach eingebuchtet, die ventrale Fläche fast waagerecht. Sehr ähnlich ist die Valvula des *Callichthys cataphractus*.

Das allgemeine Aussehen der Valvula sieht man in den Abb. 60 (äußere Morphologie) und 61 (im Durchschnitt).

Wahrscheinlich gehören die Valvulen der meisten Teleosteerfamilien zu diesen neun Typen; möglicherweise gibt es aber unter den 388 Familien [4] noch andere Typen von Valvulen.

★

Das vergleichende Studium der Valvula zeigt auch, daß die Valvula bei Jungfischen einfacher und kleiner als bei Erwachsenen ist. Diese Tatsache bemerkte schon V. Franz (bei *Salmo fario*, *Clupea*, *Pleuronectes*);

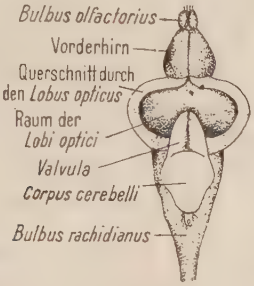


Abb. 60. — Teleosteerhirn, dorsal gesehen; die *Lobi optici* sind seziert um die *Valvula cerebelli* zu zeigen.

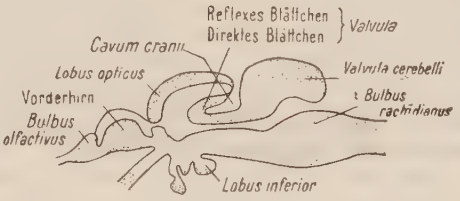


Abb. 61. — Schematischer sagittaler Querschnitt durch ein Teleosteerhirn mit einer Gadidtypus Valvula.

ich fand dieses bei *Esox*, *Acerina*, *Mugil* und *Lepomis*. Die Verfaltung der Valvulawände während des aktiven Lebens der Fische zeigt uns, daß die Valvula wächst. Man kann sich fragen, ob dieses Wachstum auch mit einer Vermehrung der Zellen verbunden ist.

II. FEINERE STRUKTUR. NERVENVERBINDUNGEN UND FUNKTIONELLE BEDEUTUNG DER VALVULA

A. Schaper [14], V. Franz [6] und A. Kappers [10] studierten die Histologie des Kleinhirnes und der Valvula bei den Knochenfischen und beschrieben die Zelltypen. Mit diesen Zelltypen habe ich mich nicht befaßt, konnte aber die großen Zellen erkennen (ohne die Purkinje-Zellen und die großen Verbindungszellen von einander zu unterscheiden); ich wollte prüfen, ob diese großen Zellen überall an der Grenze der zwei Schichten vorhanden sind.

Beim Gadidtypus, sind sie zwischen den zwei Schichten eingeordnet, etwas zahlreicher an der dorsalen und ventralen Oberfläche, spärlicher an den Seitenflächen. Bei *Callionymus* und den anderen Gattungen mit einer zum direkten Blättchen zurückgegangenen Valvula sind, selbstverständlich, diese Zellen nur auf der ventralen Seite vorhanden. Sie sind bei *Lota*, *Cottus*, *Solea*, *Pleuronectes* zahlreich, bei *Gobius* und insbesondere bei *Ophidium* spärlicher. Beim Clupeidtypus sind sie auf der Dorsalseite des reflexen molekulären Blättchens sowie auf der Ventralseite des direkten Blättchens zahlreich; weniger zahlreich sind sie auf den Seiten; zwi-

schen der Molekularschicht und der Körnersubstanz, welche in das *Cavum cranii* eingedrungen ist, fehlen sie ganz. Beim Cyprinidtypus sind diese Zellen verhältnismäßig selten, etwas zahlreicher auf der Ventralseite. Beim Salmonidtypus sind sie auf der dorsalen und ventralen Fläche beider Säcke reichlich vertreten; bei *Salmo* sind sie aber im Supradorsalsack seltener. Beim Centrarchid- und Carangidtypus sind sie verhältnismäßig seltener als beim Salmonidtypus. Am häufigsten kommen sie bei *Ammodytes* und *Chlorophthalmus* vor. Trotz der starken Verfaltung der Valvula der letzten Art, ist die Seite ihrer Molekularschicht, welche vom Mittelhirnventrikel begrenzt ist, immer mit zahlreichen großen Zellen versehen. Bei den meisten Valvulen fehlt die Körnerschicht auf der dorsalen Fläche, manchmal auch auf der ventralen; trotzdem, gibt es auch in diesen Fällen eine Schicht großer Zellen zwischen der Molekularschicht und dem Mittelhirnventrikel. Wahrscheinlich sind diese Zellen zwischen der Molekularschicht und der transitorischen oberflächlichen Körnerschicht entstanden, welche bei den Larven vorkommt und bei Erwachsenen verschwindet (A. Schaper, V. Franz).

Die großen Zellen sind also bei stark verfalteten Valvulen zahlreicher, was ein Beweis ist, daß die Verfaltung der Valvula mit der Zunahme ihrer Tätigkeit eng verbunden ist.

Wie V. Franz [5] zeigte, dringen ins Kleinhirn der Teleosteer 8 Nervenfaserbündel ein, wovon jedes verschiedenartige Reizungen mitbringt. Ein Abschnitt eines einzigen Bündels (*Tractus tegmento-cerebellaris*) dringt in die Valvula. Dieses Bündel soll Geschmacksreizungen hervorrufen und Franz erklärt die starke Entwicklung der Valvula der Cypriniden, besonders ihrer Seitenteile (von Franz „Lobi laterales"genannt) durch die große Entwicklung des Geschmacksinnes. W. Addison [1] fand bei *Gadus* noch ein Bündel (*Tr. lateralis-cerebellaris*), welches in die Valvula eintritt und A. Kappers ein drittes — *Tr. tecto-cerebellaris* — welches optische Reizungen hervorruft.

Ich fand den *Tr. tegmento-cerebellaris* bei allen Valvulen; beim Salmonidtypus (und bei den von diesem abstammenden Typen) dringt dieses Bündel in den ventralen wie in den dorsalen Sack ein. Ausserdem beobachtete ich zahlreiche Fasern, die den Kleinhirnkörper mit der Valvula verbinden; sie entspringen dem vorderen Teil des Kleinhirnes und dringen in den Dorsalteil der Valvula, demnach in das reflexe Blättchen oder in den Dorsalsack (Abb. 14). Bei einigen Präparaten ist dieses Bündel vom *Tr. tegmento-cerebellaris* leicht zu unterscheiden, da es weiter dorsal liegt. Ich glaube, daß diese Fasern ihren Ursprung im Kleinhirn haben und zur Valvula hinüberleiten. Diese Fasern sind bei *Salmo* besonders zahlreich (Abb. 14: *Tr. cerebello-valvularis*), können aber auch bei vielen anderen Gattungen beobachtet werden. Bei *Nemachilus* ist dieses Bündel schwach entwickelt (der *Tr. tegmento-valvularis* dagegen sehr stark).

Bei *Tetrodon* beobachtete ich auch Fasern, die aus dem *Tectum opticum* in die Valvula eindringen, also den *Tr. tecto-cerebellaris*. Diese Fasern dringen in die Valvula durch das Mittelhirnventrikel.

Diese vielfachen Verbindungen zeigen, daß man die Valvula nicht als ein ausschließlich ternäres oder quaternäres Geschmackszentrum

betrachten soll. Sie empfängt auch Fasern aus dem *Nervus lateralis* und aus dem *Tectum opticum*, hat Beziehungen auch mit dem Kleinhirnkörper. Das Kleinhirn der Knochenfische ist ein Koordinativzentrum (V. Franz); ich glaube, daß das Kleinhirn seine koordinierende Funktion z.T. der Valvula überträgt.

Unter den Cypriniden ist bei den grundbewohnenden Arten, die einen gewaltigen Geschmackssinn und große Fazialis-und Vagus-Nuclei besitzen (*Barbus*, *Nemachilus*) die Valvula größer, bei gut schwimmenden Arten (z. B. *Pelecus*) jedoch schwächer. Die Cyprinidvalvula, bei welcher das direkte Blättchen besonders entwickelt ist, ist also eher ein Geschmackszentrum. Die Valvulen mit verlängertem und verfaltetem reflexen Blättchen sind dagegen bei gut schwimmenden Arten und Familien (*Scomber*, *Trachurus*, *Salmo*) stärker und kleiner bei benthalen Formen (*Mullus* usw.), die einen stärkeren Geschmackssinn besitzen. Solche Valvulen sind also in erster Linie koordinative Organe, um so mehr als bei ihnen das Bündel, welches das Kleinhirn mit der Valvula verbindet und die Schicht mit großen Zellen, am stärksten entwickelt sind.

III. DIE PHYLOGENIE DER VALVULA UND IHRE PROBLEME

Die verschiedenen Valvulatypen können vom Gadidtypus abgeleitet werden; man kann also annehmen, daß sie von diesem abstammen, der Siluridtypus durch Vereinfachung, die übrigen durch Zunahme des Volumens. Natürlich, wenn wir sagen, daß diese Typen vom Gadidtypus abstammen, wollen wir nicht behaupten, daß die Salmoniden, Clupeiden usw. von den Gadiden abstammen, sondern daß die Vorfahren dieser Familien eine einfache Valvula, vom Gadidtypus, besaßen.

Die 9 Typen können in der auf Seite 120 schematisch dargestellten Weise abgeleitet werden:

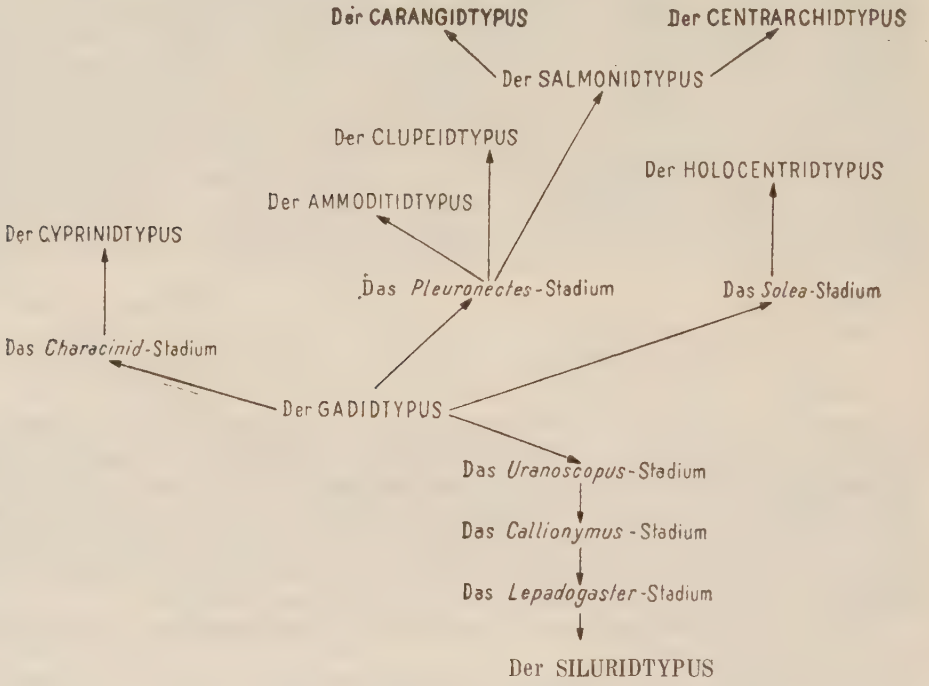
Wir müssen nun feststellen, in welchem Maße diese rein morphologische „Phylogenie" der realen Phylogenie entspricht.

Den Gadidtypus findet man bei verschiedenen Fischgruppen; da er der primitivste ist, darf man keine näheren phyletischen Beziehungen zwischen diesen Gruppen annehmen.

Den Cyprinidtypus fand ich bei zwei nahe verwandten Familien: die Cypriniden und die Cobitiden. Das Characinidstadium stellt den Übergang zum Cyprinidtypus dar. Die Characiniden sind mit den Cyprinoiden verwandt und primitiver. Die Abstammung der Cyprinidvalvula mittels des Characinidstadiums entspricht also der tatsächlichen Phylogenie: die Characiniden sind keine Vorfahren der Cyprinoiden, sind aber den gemeinsamen Vorfahren der Cyprinoiden und Characiniden nahe geblieben. Die Mormyriden besitzen nach V. Franz [7] eine nach dem Cyprinidtypus gebaute aber kompliziertere Valvula. Die Mormyriden bilden eine besondere Ordnung, die den *Ostariophysi* (zu welcher die Cyprinoiden und Characinoiden gehören) nahe steht. Schon beim gemeinsamen Vorfahren dieser zwei Ordnungen hatte die Valvula wahrscheinlich die Neigung,

sich zum Cyprinidtypus zu entwickeln; bei beiden Ordnungen ist die Entwicklung parallel gegangen.

Der Siluridtypus kommt bei drei zu derselben Unterordnung gehörenden Familien vor; er ist also monophyletisch. Übergangsstadien zum Siluridtypus gibt es bei den Callionymiden, Gobiesociden usw., aber keine



von diesen Familien ist mit den Siluroiden verwandt. Die Unterordnungen der Siluroiden, Characinoiden und Cyprinoiden gehören zur Ordnung der Ostariophysi. Obwohl ich sie als verschiedene Typen betrachte, haben die Cyprinid- und Siluridtypen etwas gemeinsames: die Verdickung des direkten Blättchens und die Reduktion des reflexen. Dieses Merkmal war wahrscheinlich schon bei ihrem gemeinsamen Ahnen vorhanden.

Die Salmonid-, Carangid-und Centrarchidtypen sind miteinander verwandt und die zwei letzteren stammen vom ersteren ab. Ich fand sie bei 31 Familien aus den Ordnungen *Malacopterygii* (=*Clupeiformes*) *Synenthognathi*, *Percesoces*, *Ophiocephaliformes*, *Plectognathi*, *Heterosomata* und *Acanthopterygii* (=*Perciformes*). Nach L. S. Berg [4] sind alle diese Ordnungen miteinander und mit einigen anderen Ordnungen verwandt. Wahrscheinlich ist der gemeinsame Stamm dieser drei Typen monophyletisch; jeder dieser drei Typen ist aber polyphyletisch, da nahe verwandte Familien einige Salmonid-, einige Carangid- oder Centrarchidvalvulen besitzen und umgekehrt, kommt jeder dieser drei Typen bei

Familien vor, die miteinander nicht besonders nahe verwandt sind. Einige Familien aus diesen Ordnungen besitzen eine einfache Gadidvalvula. Wahrscheinlich, handelt es sich um eine sekundäre Regression (bzw. um Neotenie), weil alle diese Familien (*Blenniidae*, *Cottidae*, *Gobiidae* usw.) benthonisch sind und ich zeigte, daß die Valvulen des Salmonidtypus (und der Typen die von diesem abstammen) sich besonders bei pelagischen und gut schwimmenden Formen entwickeln.

Die Ammodytid- und Clupeidtypen sind monophyletisch, der Holocentridtypus dagegen polyphyletisch.

Diese sechs Typen haben einen gemeinsamen Zug : das reflexe Blättchen verlängert und verfaltet sich. Diese Typen kommen bei mehr oder minder verwandten Familien und Ordnungen vor ; die Neigung zur Verlängerung und Verfaltung des reflexen Blättchens war wahrscheinlich schon bei ihrem gemeinsamen Ahnen vorhanden.

Auf Grund der Kenntnisse über die Phylogenie der Knochenfische, scheint die Phylogenie der Valvula die folgende gewesen zu sein : die ältesten Knochenfische hatten eine einfache Gadidvalvula ; bei einigen unabhängigen Ordnungen ist die Valvula in diesem Stadium geblieben. Beim gemeinsamen Stamm der Ostariophysi und Mormyriden, entwickelte sich die Valvula durch die Verdickung des direkten Blättchens (und z.T. der Seitenteile des reflexen) ; auf diese Weise ist der Cyprinid- und der Siluridtypus entstanden. Die Evolution dieser Valvulen wurde mit der Zunahme der Bedeutung des Geschmacksinnes verbunden. Beim gemeinsamen Stamm der *Malacopterygii*, *Acanthopterygii* und verwandten Ordnungen, bemerkt man dagegen die Neigung zur Verlängerung und Verfaltung des reflexen Blättchens, in Verbindung mit der Hervorhebung des pelagischen Lebens und der koordinierenden Tätigkeit der Valvula. So entstanden der Clupeid-, Salmonid-, Carangid-, Centrarchid-, Ammodytid- und Holocentridtypus. Bei einigen benthonischen Familien aus diesem Stamm (*Blenniiden*, *Gobiiden* usw.) ist die Valvula, durch neotenische Regression, zum einfachen Gadidtypus zurückgekehrt.

LITERATUR

1. W. A. Addison, *A Comparison of the Cerebellar Tracts in Three Teleosts*, Journ. Compar. Neurol., 1923, **36**, 1.
2. P. Bănărescu, *Structure de la valvule du cervellet chez les Téléostéens*, C. R. Cercle Zool. Cluj, (1947—1948), 1948, 11.
3. E. Baudelot, *Recherches sur le Système Nerveux des Poissons*, Masson, Paris, 1883.
4. Л. С. Берг, *Система рыбы*, Труды Зоол. Института АН СССР, 1940, **5**.
5. V. Franz, *Über das Kleinhirn und die statische Funktion bei den planktonischen Fischlarven*, Verh. 8. Intern. Zool. Kongr. Graz, 1910, 516.
6. — *Das Kleinhirn der Knochenfische*, Zool. Jahrb. Abt. Anatomie, 1912, **32**, 401.
7. — *Das Mormyridengehirn*, Zool. Jahrb. Abt. Anatomie, 1912, **32**, 465.
8. V. Haller von Hallerstein, *Äußere Gliederung des Zentralnervensystems*, in Bolk. *Handbuch d. Vergl. Anatomie d. Wirbeltiere*, Berlin, 1934, Bd. II.
9. D. S. Jordan, *A Classification of Fishes*, Biol. Sc., 1923, **3**, 2.

10. A. KAPPERS, *Feinere Bau- und Bahnverbindungen des Zentralnervensystems*, in BOLK. *Handb. Vergl. Anat. Wirbeltiere*, Berlin, 1934, Bd. II, 319.
11. М. Н. КУРЕПИНА, Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ, *Строение мозга рыб в связи с условиями жизни*, ДАН СССР, Биол. Серия, 1946, *1*, 5.
12. G. O. MALME, *Studien über das Gehirn der Knochenfische*, Bihang Kungl. Svenska Akad. Handlig, 1892, IV. Serie, **17**, *3*, 1.
13. F. MAYER, *Über den Bau des Gehirns der Fische in Beziehung auf eine darauf gegründete Einteilung dieser Klasse*, Nova Acta Halle, 1864, **30**, 1.
14. A. SCHAPER, *Zur feineren Anatomie des Kleinhirns der Teleosteer*, Anatom. Anz., 1893, **8**, 705.
15. — *Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleosteer*, Morphol. Jahrb., 1894, **21**, 625.

Mitgeteilt den 23. Februar 1956

CONTRIBUTION À LA DESCRIPTION DU CRÂNE DE *MONACHUS MONACHUS* HERM., LE PHOQUE DE LA MER NOIRE

PAR

G. V. MARCOCI et M. POPA

La présence dans la mer Noire de cette espèce en voie de disparition du fait des conditions défavorables de vie, et les maigres données que l'on trouve dans la bibliographie, justifient à tous les points de vue l'utilité de la description de cet animal.

Dans ce travail, nous avons étudié le crâne d'une femelle (fig. 1) de *Monachus monachus* Herm., existant au Musée d'Histoire Naturelle « Grigore Antipa » de Bucarest.

L'initiative de cette étude appartient au dr Mihai Băcescu, et notre travail a été exécuté grâce à l'appui du professeur G. Th. Dornescu. Nous leur présentons ici nos vifs remerciements.

Les publications consultées ne nous ont fourni aucune description complète du crâne de *Monachus monachus* Herm.

La présente description a été faite en tenant compte des ouvrages d'Alfred Kühn [14] et de Max Weber [17] concernant le schéma général de la constitution du crâne des mammifères, du livre de M. D. Avtokratov [1] où est présenté le crâne du cheval, ainsi que de l'ouvrage de A. N. Bobrinski, A. B. Kouznetzov et P. A. Kouziakine [4] qui fournissent un dessin représentant le crâne de *Phoca groenlandica* ainsi que les schémas de la région nasale d'*Odobaenus rosmarus* L., d'*Eumetopias jubata* Cuv. et de *Monachus monachus* Herm.

En possession d'un crâne de *Monachus monachus* Herm., A. Troïtzky [16] donne, dans un ouvrage récent, la longueur condylo-basale de ce crâne, mais il en fournit une description incomplète.

Nous avons trouvé, dans d'autres ouvrages ([3] et [12]), des schémas du crâne de *Monachus monachus* Herm. dépourvus de toute description.

Nous avons également découvert dans certains ouvrages — [2], [5], [6], [7], [8], [9], [10], [11], [13], [15] et [18] — des observations relatives à la morphologie externe et à la biologie, puis des considérations zoogéographiques et des propositions pour la protection du phoque de la mer Noire.

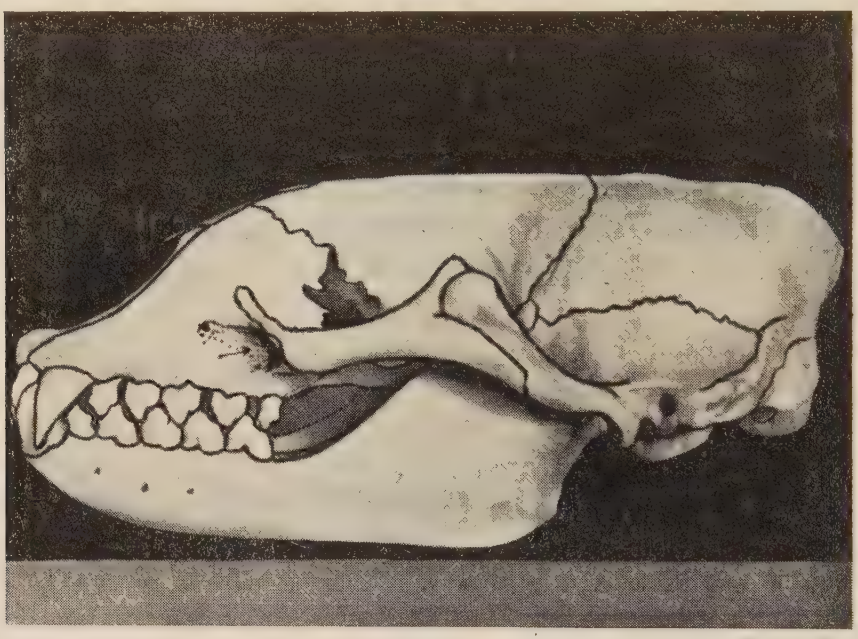


Fig. 1. — Crâne d'un phoque femelle de la mer Noire (*Monachus monachus* Herm.).

Afin de systématiser les matériaux, nous avons adopté le plan de description suivant : la face dorsale (fig. 2), la face ventrale (fig. 5), la face latérale (fig. 7), la face caudale (fig. 8) et la mandibule (fig. 9).

La face dorsale du crâne (fig. 2 et 3) présente trois régions : rostrale, moyenne et caudale.

La région rostrale comprend la région naso-maxillaire, délimitée du côté caudal par un plan vertical qui passe par les extrémités rostrales des arcades zygomatiques et par la quatrième prémolaire. Cette région a du côté rostral un orifice nasal de forme ovale, d'environ 5 × 3,5 cm, le grand axe étant longitudinal.

Cet orifice est contouré ventralement et latéralement par le bord rostral du prémaxillaire, doublé extérieurement par le bord rostral du maxillaire et dorsalement par les os nasaux.

Les conduits nasaux qui débouchent dans cet orifice sont séparés du vomer dont l'extrémité rostrale n'atteint pas l'extrémité rostrale de l'orifice nasal externe, mais se trouve à environ 3 mm de cette extrémité.

Les intermaxillaires se rejoignent sur la ligne médiane ; d'un côté et de l'autre de cette ligne, à une distance latérale d'environ 6 mm et à 2—3 mm à l'arrière du bord alvéolaire de ceux-ci, se trouve un orifice d'environ 3 mm.

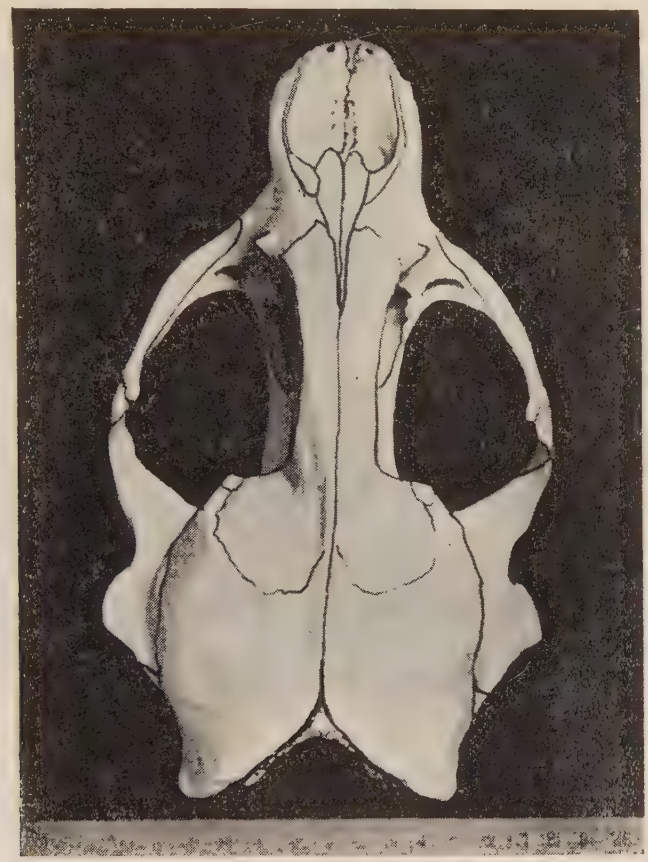


Fig. 2.—Face dorsale du crâne de *Monachus monachus* Herm.

La région moyenne est délimitée du côté rostral par le plan vertical qui passe par l'extrémité rostrale des apophyses zygomatiques maxillaires et par la quatrième prémolaire ; du côté caudal par la face rostrale de la boîte crânienne, et latéralement par les arcades zygomatiques.

Cette région comprend une portion médiane formée par les apophyses nasales des os frontaux, qui se rejoignent sur la ligne médiane, depuis leur base jusqu'à environ 2,5 cm du bout, où apparaît entre elles un espace dans lequel pénètrent en s'articulant en forme de coin, les os nasaux. Le bord rostral des apophyses nasales des os frontaux est articulé avec les

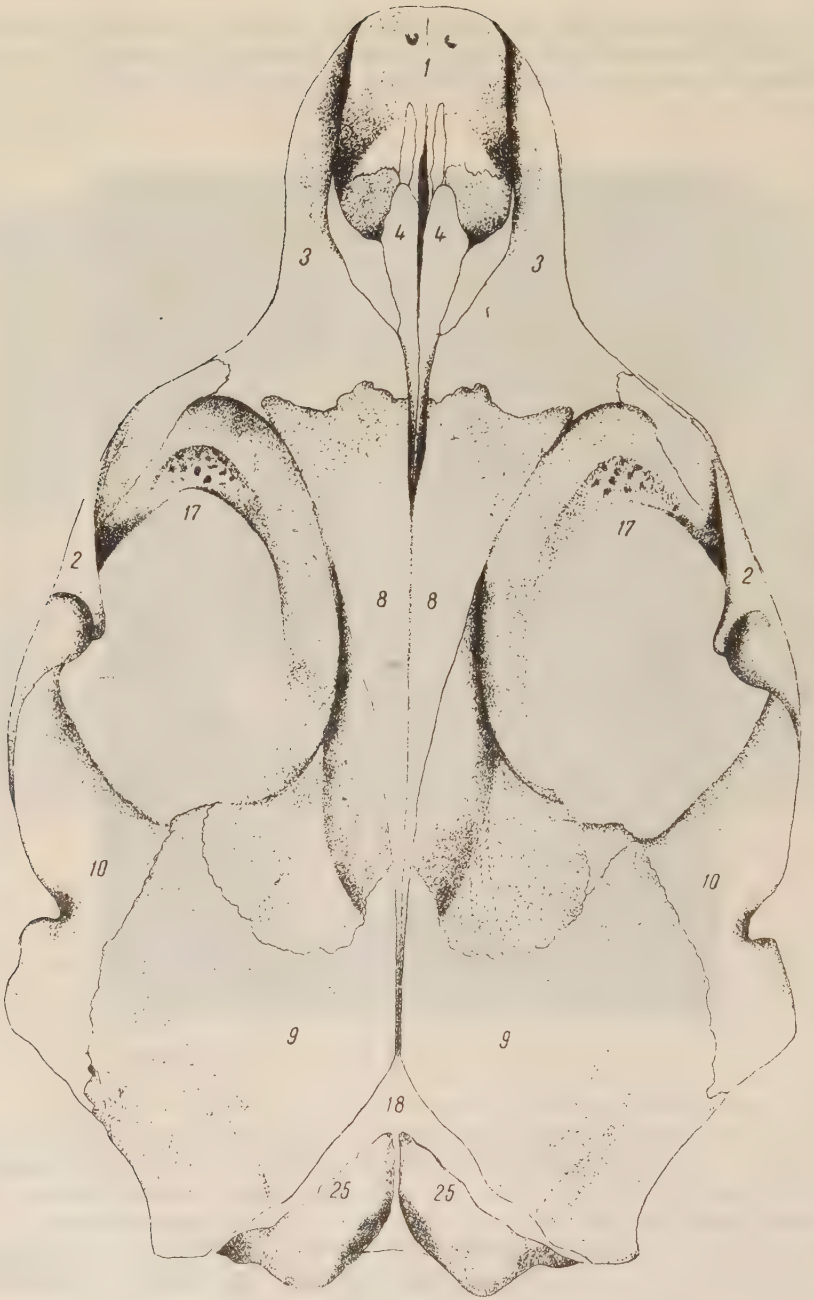


Fig. 3. — Face dorsale du crâne de *Monachus monachus* Herm.

1 — intermaxillaire ; *2* — zygomatique ; 3 — maxillaire ; *4* — nasal ; *8* — frontal ; *9* — pariétal ; *10* — apophyse zygomatique temporale ; *17* — orifice sous-orbitaire ; *18* — suture occipito-pariétale ; 25 — supraoccipital.

nasales de la manière décrite ci-dessus ainsi qu'avec le bord caudal des maxillaires, selon une ligne oblique dirigée du dedans au dehors et d'avant en arrière.

Les os nasaux sont réunis sur la ligne médiane dans le prolongement des apophyses nasales, chacun montrant une marge rostrale qui contribue à déterminer le contour de l'orifice nasal. Latéralement et se dirigeant

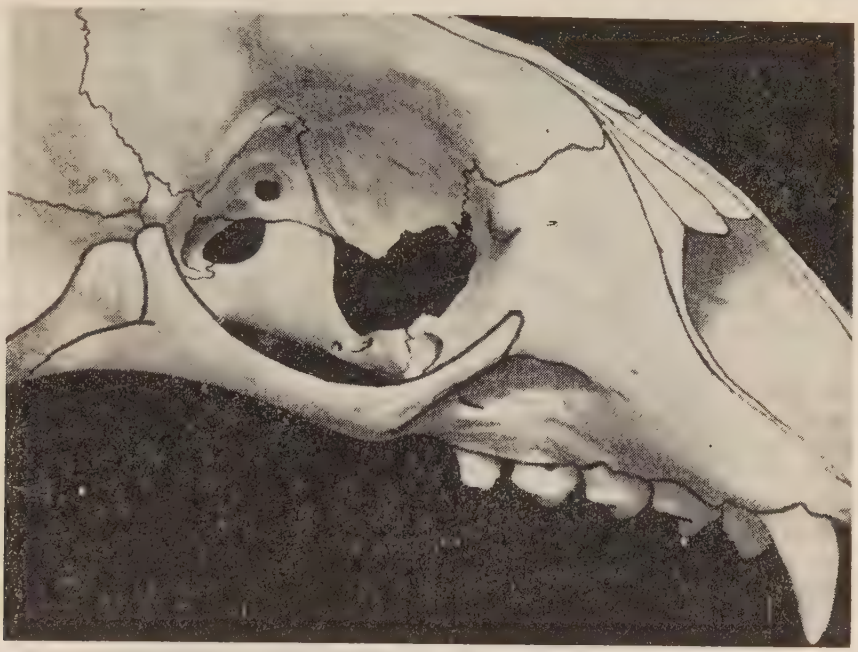


Fig. 4. — Arcade zygomatique du crâne de *Monachus monachus* Herm.

d'avant en arrière, ils se réunissent aux bords supérieurs des prémaxillaires et aux bords supérieurs des portions verticales des maxillaires, pénétrant comme un coin dans l'espace situé entre les apophyses nasales des os frontaux.

Devant le bord rostral des apophyses nasales des os frontaux se trouvent les portions verticales des maxillaires, chacune montrant, à une distance d'environ 1 cm de la ligne de jonction des apophyses frontales, en direction de l'arcade zygomatique, un tubercule préorbitaire.

Les parties latérales, ou arcades zygomatiques, sont composées des apophyses zygomatiques maxillaires dans la portion rostrale, du zygomatique dans la portion moyenne et des apophyses zygomatiques temporales dans la portion caudale (fig. 4).

L'arcade zygomatique est formée de trois parties, à savoir : l'apophyse zygomatique maxillaire, le zygomatique et l'apophyse zygomatique temporale. Du côté rostral, l'apophyse zygomatique maxillaire a une forme triangulaire et possède un sommet prolongé du côté caudal. A sa base, sur la face caudale, on observe un canal en forme d'entonnoir qui constitue

le canal sous-orbitaire qui correspond, sur sa face rostrale, à l'orifice sous-orbitaire.

Le bord latéral de l'apophyse zygomatique prolongée du côté caudal est articulé latéralement avec la surface correspondante du zygomatique, qui constitue la seconde portion de l'arcade zygomatique. La portion caudale de l'arcade zygomatique se compose de l'apophyse zygomatique temporale aplatie du côté caudal en forme de triangle.

La région caudale de la face dorsale comprend la voûte cranienne.

Cette voûte se compose du côté rostral des portions aplaties des os frontaux, de forme présque ronde, soudés sur la ligne médiane. De part et d'autre des portions aplaties des os frontaux, la région rostrale de la voûte crânienne est formée, sur une petite surface, par des portions dorsales de l'alisphénoïde qui complètent les bords dorsaux des orbites.

Les portions aplaties des os frontaux ainsi que les deux petites portions des alisphénoïdes sont articulées du côté caudal avec les os pariétaux, qui se joignent sur la ligne médiane, pariétaux qui constituent la plus grande partie de la voûte du crâne Du côté caudal, les pariétaux se joignent aux occipitaux en formant deux crêtes très en relief, crêtes qui apparaissent comme un « V » largement ouvert du côté caudal. Latéralement, les pariétaux sont articulés aux squames temporales qui apparaissent sur l'ovale de la voûte cranienne comme deux prolongements aplatis, composés rostralement de la base de l'apophyse zygomatique et caudalement de l'apophyse mastoïde.

La face ventrale (fig. 5 et 6) peut être divisée en trois régions : rostrale, moyenne et caudale.

Une *région rostrale*, dirigée d'avant en arrière, formée par la face palatine des intermaxillaires et par les apophyses palatines des maxillaires articulés du côté caudal avec les portions horizontales des os palatins.

Les intermaxillaires sont délimités à l'avant par les alvéoles des quatre incisives, latéralement par les alvéoles des canines et du côté caudal par les apophyses palatines des maxillaires. L'articulation avec chacune de ces apophyses a lieu selon une ligne qui part de la première prémolaire et se dirige obliquement vers la ligne médiane, jusqu'à la hauteur de la seconde prémolaire.

Sur la face palatine des intermaxillaires, on observe un orifice situé à environ 1 mm de la ligne médiane, en face de la première prémolaire. Cet orifice se prolonge du côté rostral par un sillon parallèle à la ligne médiane, sur une longueur d'environ 1 cm.

Les apophyses palatines des maxillaires s'unissent aux intermaxillaires selon la ligne mentionnée plus haut, et sont délimitées latéralement par les alvéoles des prémolaires, par les molaires et par la face inférieure des apophyses zygomatiques maxillaires. Du côté caudal, elles s'articulent avec le palatin selon une ligne de suture en forme d'accolade, la pointe avant sur la ligne médiane et l'ouverture en arrière.

Sur les apophyses palatines des maxillaires on observe les détails suivants : de chaque côté un orifice d'une largeur de 3 mm, situé à environ 1 cm de la ligne médiane, à hauteur de la quatrième prémolaire. Chacun de ces orifices se prolonge par un sillon parallèle à l'arcade dentaire qui

se termine à hauteur de la seconde prémolaire. De chaque côté de la ligne qui réunit l'extrémité postérieure de la dernière alvéole, à environ 2 cm de la ligne médiane, se trouvent latéralement des orifices ayant chacun 1 mm, qui se continuent en avant par un sillon qui n'est pas très accentué et qui a environ 1 cm de longueur.

Fig. 5. — Face ventrale du crâne de *Monachus monachus* Herm.

La région moyenne va de la région maxillo-palatine jusqu'à la ligne qui relie les bords postérieurs des cavités glénoïdes temporales.

Cette région peut être divisée en trois portions : une portion médiane — constituée par les lamelles horizontales des os palatins, par le vomer, le présphénoïde et le basisphénoïde et deux portions latérales symétriques — les arcades zygomatiques.

La portion médiane est la continuation de la région rostrale, étant composée des parties horizontales des os palatins qui s'unissent du côté

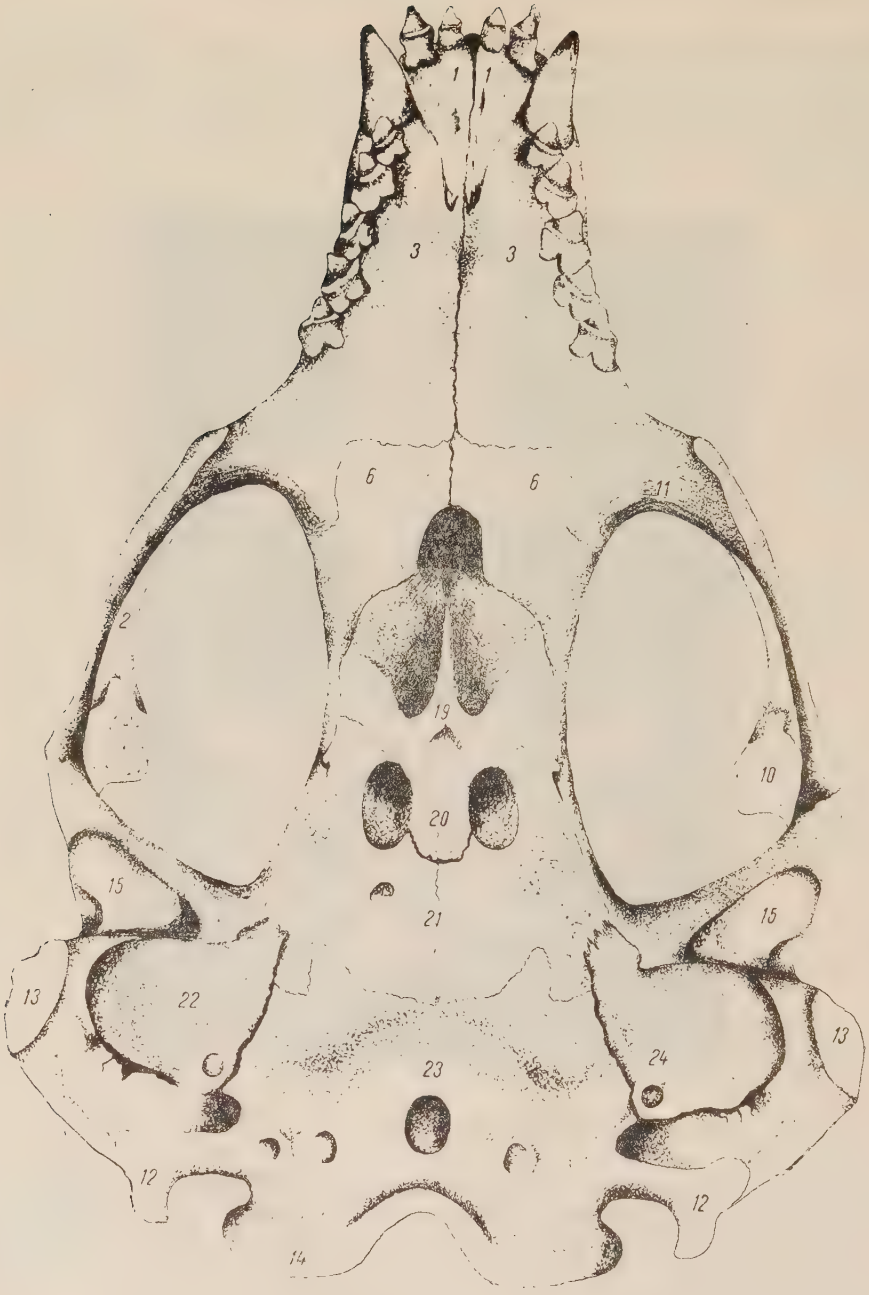


Fig. 6. — Face ventrale du crâne de *Monachus monachus* Herm.

1 — intermaxillaire ; *2* — zygomatique ; *3* — apophyse palatine du maxillaire ; *6* — palatin ; *10* — apophyse zygomatique temporale ; *11* — apophyse zygomatique maxillaire ; *12* — apophyse jugulaire ; *13* — mastoïde ; *14* — condyle occipital ; *15* — cavité glénoïde ; *19* — vomer ; *20* — présphénoïde ; *21* — basisphénoïde ; *22* — bulle tympanique ; *23* — basioccipital ; *24* — orifice carotidien postérieur.

rostral aux apophyses palatines des maxillaires selon la ligne décrite plus haut.

Les côtés médians libres des portions horizontales des os palatins se rejoignent à angle aigu du côté rostral. Ils forment ainsi un « V » à ouverture caudale. Les prolongements caudaux des os palatins se dirigent en arrière étant doublés sur leur bord médial par les ptérigoïdes. Sur la surface des portions horizontales des os palatins on observe quelques petits orifices groupés latéralement.

La portion médiane est délimitée latéralement par le bord ventral des palatins. Du côté caudal, la portion médiane este formée du basisphénoïde, soudé selon une ligne sinueuse au basioccipital (cette ligne de suture dépasse un peu la ligne biglénoïde, mais pour l'unité de la description la portion médiane n'est décrite que jusqu'à cette ligne de suture).

Dans l'angle latéro-caudal de la base du sphénoïde s'insinue le sommet de la pyramide de la bulle tympanique. Entre les bords caudaux libres des portions horizontales des palatins et la base du crâne on remarque une large ouverture, incomplètement partagée en deux par le vomer. Cette ouverture représente les choanes. Du côté dorsal comme du côté latéral, les choanes sont formées par la base élargie du vomer et par des portions verticales des palatins.

De part et d'autre du présphénoïde on observe des orifices de forme ovale ayant chacun environ 1,8 × 1 cm, dont le grand axe, orienté dans le sens rostro-caudal, est également signalé pour l'ouverture de l'orbite. Cet orifice est délimité du côté médial par le présphénoïde, du côté caudal par l'extrémité rostrale du basisphénoïde, latéralement par le bord médial du ptérigoïde, et du côté rostral par le bord caudal de la portion verticale du palatin.

Du côté ventral les choanes se composent des portions horizontales des palatins. La lame perpendiculaire du vomer n'arrive pas jusqu'au plan des choanes, mais elle s'arrête du côté rostral de ce plan, délimitant en avant les choanes.

Les portions latérales constituent dans leur ensemble les arcades zygomatiques.

L'arcade zygomatique est constituée du côté rostral par la face ventrale de l'apophyse zygomatique maxillaire qui a une direction latérale et caudale et s'articule latéralement avec le zygomatique. La face ventrale du zygomatique constitue l'arcade zygomatique sur une petite portion commune avec la pointe de l'apophyse zygomatique maxillaire, et elle est articulée du côté caudal avec le bord rostral de la face ventrale de l'apophyse zygomatique temporale, à environ un centimètre et demi avant la cavité glénoïde.

La cavité glénoïde, à direction latérale légèrement orientée du côté rostral, de l'intérieur vers l'extérieur, constitue la partie caudale de l'arcade zygomatique. Les cavités glénoïdes ont une surface concave, semi-cylindrique, ayant environ 4 cm de longueur sur 1,5 cm de largeur et l'inclinaison citée plus haut. La paroi caudale de la cavité glénoïde est robuste et constitue l'apophyse postglénoïde. A partir de la ligne de suture située entre le présphénoïde et le basisphénoïde, ligne qui passe par le

bord caudal des orifices de forme ovale mentionnés, la portion médiane est constituée par le basisphénoïde. Sur cet os, on observe à droite un orifice d'environ 3 mm, à peine esquissé du côté gauche.

La région caudale est délimitée du côté rostral par la ligne de suture qui se trouve entre le basisphénoïde et le basioccipital (décrite au paragraphe précédent), par le bord rostro-médial de la bulle tympanique et par le bord caudal de l'apophyse post-glénoïdale.

Cette région comprend une portion médiane formée du basioccipital et délimitée latéralement par le bord médial de la bulle tympanique. Dans le basioccipital on observe un orifice de forme ovale, d'environ $1 \times 0{,}7$ cm — dont le grand axe est orienté rostro-caudalement — situé à 0,5 cm avant l'incissure intercondylienne. Du côté caudal, la portion médiane est délimitée par le contour de l'incissure intercondylienne et par le bord caudal des condyles occipitaux. Avant l'incissure condylienne et celle des condyles occipitaux on remarque une dépression. Elle commence à 1 cm à l'extérieur de l'orifice de forme ovale décrit ci-dessus et elle continue sur l'exoccipital, faisant le tour du condyle occipital. On observe dans cette dépression un orifice de forme ovale irrégulière, d'environ 3 mm.

Les portions latérales sont constituées de bulles tympaniques qui ont une forme pyramidale — avec en avant le bord médial correspondant au basisphénoïde, et en arrière au basioccipital — , d'un angle rostro-médial pourvu de quelques orifices, dont l'ouverture est dirigée en avant et vers l'intérieur, et d'un bord rostrolatéral sur lequel on observe à environ 0,5 cm un orifice de forme ovale, tandis que dans sa portion extérieure, entre ce bord et le processus post-glénoïdien, il y a quelques orifices dirigés du côté rostral.

L'angle latéral de la bulle tympanique fait corps avec l'apophyse mastoïde. Au-dessus de lui s'ouvre l'orifice du conduit auditif externe. Entre le bord latéro-caudal de la bulle et le bord rostro-médial de l'apophyse mastoïde, on remarque une dépression où débouche un orifice, irrégulier, à trois compartiments. Dans l'angle caudal de la bulle on observe un orifice circulaire d'environ 5 mm de diamètre (l'orifice carotidien postérieur). Les trois bords décrits ferment la base triangulaire de la bulle tympanique. Sur le côté ventral, la bulle tympanique a un aspect arrondi.

L'apophyse mastoïde, située à l'extérieur de la bulle tympanique, présente latéralement une surface circulaire rugueuse, à contour irrégulier. Entre l'angle caudal de la bulle tympanique, l'angle médial de l'apophyse mastoïde et le bord rostral de l'exoccipital, on remarque un orifice à peu près elliptique, ayant un angle aigu latéral d'environ $1 \times 0,6$ cm.

La face latérale du crâne (fig. 7) présente trois régions : rostrale, moyenne et caudale.

La région rostrale comprend la portion naso-maxillaire délimitée du côté postérieur par un plan vertical qui passe par les bords rostraux des arcades zygomatiques et par la quatrième prémolaire.

Cette portion est délimitée du côté dorso-rostral par l'orifice nasal qui est contouré par le prémaxillaire, doublée du maxillaire et des os du nez.

A la base de l'apophyse zygomatique maxillaire se trouve l'orifice sous-orbitaire. Cet orifice s'étend en avant sur la face latérale du maxillaire

Fig. 7. — Crâne de *Monachus monachus* Herm., vue latérale.

1 — intermaxillaire ; *2* — zygomatique ; *3* — maxillaire ; *4* — nasal ; *5* — orbitosphénoïde ; *6* — palatin ; *7* — alisphénoïde ; *8* — frontal ; *9* — pariétal ; *10* — apophyse zygomatique temporale ; *11* — apophyse zygomatique maxillaire ; *12* — apophyse jugulaire ; *13* — apophyse mastoïde ; 14 — condyle occipital ; 15 — cavité glénoïde ; *16* — conduit auditif externe ; *22* — bulle tympanique.

sous la forme d'un canal légèrement creusé, courbé vers le haut et se terminant par quelques orifices punctiformes dont l'un est plus large.

La région moyenne de la face latérale est délimitée du côté rostral par le plan vertical qui passe par le bord rostral des apophyses zygomatiques maxillaires et par la quatrième prémolaire, et du côté caudal par la face rostrale de la boîte cranienne, qui comprend l'orbite et l'arcade zygomatique.

L'orbite, vue d'avant en arrière, est formée par la portion orbitaire du maxillaire, qui s'articule selon une ligne sinueuse avec le bord rostral de la face orbitaire de l'apophyse nasale du frontal, dans la partie dorsale, et avec le bord rostral du lacrimal et du palatin dans la partie ventrale.

Sur la face orbitaire du maxillaire, à la base de l'apophyse zygomatique, se trouve un canal en forme d'entonnoir, à paroi intérieure poreuse, dont l'orifice antérieur constitue, sur la face rostrale de l'apophyse zygomatique, l'orifice sous-orbitaire.

L'orbitosphénoïde se trouve au fond de l'orbite et montre une portion rostrale, de forme triangulaire, qui complète la paroi médiale de l'orbite, et une portion caudale qui complète la face rostrale de l'orbite, participant à la formation de la boîte cranienne. Le bord dorsal de l'orbitosphénoïde s'unit — selon une ligne concave à la partie antérieure — avec le bord ventro-caudal de la portion orbitaire de l'apophyse nasale du frontal. Le bord latéro-caudal est dirigé de haut en bas et d'avant en arrière, s'articulant, selon une ligne sinueuse, dans la partie dorsale, avec la portion aplatie du frontal, et avec le bord médial de l'alisphénoïde dans la partie ventrale.

La moitié rostrale du bord ventral de l'orbitosphénoïde s'unit au bord dorsal de la portion verticale du palatin, tandis que la moitié caudale reste libre et constitue le bord médial d'un orifice ovale. L'extrémité caudale de ce bord est articulée avec le basisphénoïde à l'intérieur de la fissure sphénoïdale. L'orbitosphénoïde est perforé par l'orifice optique.

L'extrémité caudale de la face orbitaire du palatin est articulée — suivant une ligne irrégulière, oblique, dirigée d'avant en arrière et de l'intérieur vers l'extérieur — avant la fissure sphénoïdale avec le bord rostral de l'alisphénoïde, et avec un petit prolongement du temporal avant l'orifice ovale. Sous l'orifice optique et avant la fissure sphénoïdale se trouve un orifice ovale de 1,5 × 1 cm — au grand axe orienté d'avant en arrière , situé entre le bord ventral de l'orbitosphénoïde, le bord caudal de la portion verticale du palatin et le bord rostral de l'alisphénoïde (qui constitue la paroi ventrale de la fissure sphénoïdale).

L'arcade zygomatique (fig. 4) se compose de trois portions inégales, à savoir : une portion rostrale, une portion moyenne et une portion caudale.

La portion rostrale est formée par l'apophyse zygomatique du maxillaire.

Elle a une longueur d'environ 2,5 cm et présente deux racines, sur la face latérale du maxillaire, renfermant entre elles le canal sous-orbitaire. La racine dorsale est articulée, suivant une ligne oblique de haut en bas et d'avant en arrière, avec le bord ventral de la portion rostrale du zygomatique, doublant cette racine.

Une fois constituée, l'apophyse zygomatique maxillaire s'articule avec le zygomatique selon une ligne presque verticale (oblique de haut en bas et d'avant en arrière).

Par sa racine dorsale, l'apophyse zygomatique maxillaire forme avec la portion rostrale du zygomatique l'arcade zygomatique, sur une longueur de 2,5 cm.

La portion moyenne est constituée par le zygomatique. Cet os constitue l'arcade zygomatique sur une longueur d'environ 10 cm, et se sépare du côté caudal en deux racines : une racine dorsale, plus courte, articulée selon une ligne concave avec la portion rostrale (convexe) de l'apophyse zygomatique temporale, et une racine ventrale, orientée horizontalement et ayant une faible inclinaison ventro-caudale. Cette racine est articulée avec le bord ventral de la portion rostrale de l'apophyse zygomatique temporale.

L'apophyse zygomatique temporale représente la troisième portion de l'arcade zygomatique. Elle s'étend sur une longueur de 7 cm, ayant trois centimètres et demi en commun avec le zygomatique.

Du côté caudal l'apophyse zygomatique temporale présente sur sa face ventrale la cavité glénoïde temporale.

L'arcade zygomatique a une longueur d'environ 14 cm.

La région caudale de la face latérale fait partie de la boîte cranienne et se compose de deux portions :

1) une portion dorsale constituée par la partie élargie du frontal, par le pariétal et par l'occipital ;

2) une portion ventrale composée par l'alisphénoïde sur une surface réduite, et pour le reste par le temporal, qui s'articule du côté dorsal avec le pariétal et du côté caudal avec l'occipital.

Le temporal est formé d'une portion élargie dans sa partie supérieure, qui est articulée du côté rostral avec l'alisphénoïde, du côté dorsal avec le pariétal, et du côté caudal avec l'occipital ; mais du côté ventral on distingue, en allant d'avant en arrière, la base de l'apophyse zygomatique, prolongée dans le bas par une portion osseuse qui forme l'apophyse post-glénoïdienne, l'orifice du conduit auditif externe et l'apophyse mastoïde.

Sur la portion latérale de l'apophyse mastoïde, on observe une surface, irrégulière, d'insertion musculaire. A la partie ventro-caudale de l'apophyse mastoïde on observe le processus jugulaire.

La face caudale (fig. 8) est limitée du côté dorsal et du côté latéral par la suture occipito-pariétale, qui est continuée du côté ventral par les apophyses jugulaires. Elle est limitée du côté ventral par l'incissure intercondylienne, par les condyles et par une ligne qui part du milieu de chaque condyle et continue sur le bord inférieur des apophyses jugulaires. La suture occipito-pariétale est épaissie ; elle a un fort relief en forme de crête, qui présente une grande surface d'insertion musculaire.

Le superoccipital montre une dépression médiane pourvue de quelques petits orifices qui s'ouvrent dans l'épaisseur de l'os. Entre chaque condyle et l'apophyse jugulaire correspondante se trouve un sillon large et profond, chaque sillon entourant les condyles du côté dorsal et du côté latéral.

Les condyles occipitaux ont une longueur d'environ 3,5 cm et sont orientés obliquement, de haut en bas et de l'extérieur vers l'intérieur. Dans la partie ventrale, les condyles sont réunis entre eux par une surface articulaire, à travers l'incissure intercondylienne. Le grand orifice occipital, de forme légèrement elliptique, est orienté transversalement et

Fig. 8. — Face caudale du crâne de *Monachus monachus* Herm.

mesure environ 2,5 × 2,3 cm. Sur le bord dorsal du grand orifice occipital se trouve, à une distance de 0,5 cm de la ligne médiane et de chaque côté, un orifice d'environ 3—4 mm de diamètre.

De chacun de ces orifices part un sillon qui descend jusqu'à l'orifice condylien situé au milieu du bord médial de chaque condyle.

La mandibule (fig. 9 et 10) se compose de deux arcs osseux présentant chacun : une face dorsale munie d'alvéoles pour deux incisives, une canine, quatres prémolaires et une molaire. Derrière l'alvéole de la molaire, la face dorsale s'amincit et constitue le bord dorsal de l'apophyse coronoïde. L'apophyse coronoïde est arrondie et montre du côté caudal un bord vertical légèrement incliné vers l'arrière. Le condyle mandibulaire a une surface d'articulation et un col. La surface d'articulation a la forme d'une moitié de cône, au sommet dirigé vers l'extérieur ; elle a une direction légèrement inclinée du dedans au dehors et se termine par le col du condyle mandibulaire.

La face ventrale de la mandibule présente une portion rostrale, oblique de haut en bas et d'avant en arrière. Elle commence aux alvéoles des incisives et constitue la ligne de suture des deux moitiés de la mandibule. A partir du bord caudal de ces sutures, la face ventrale de la mandi-

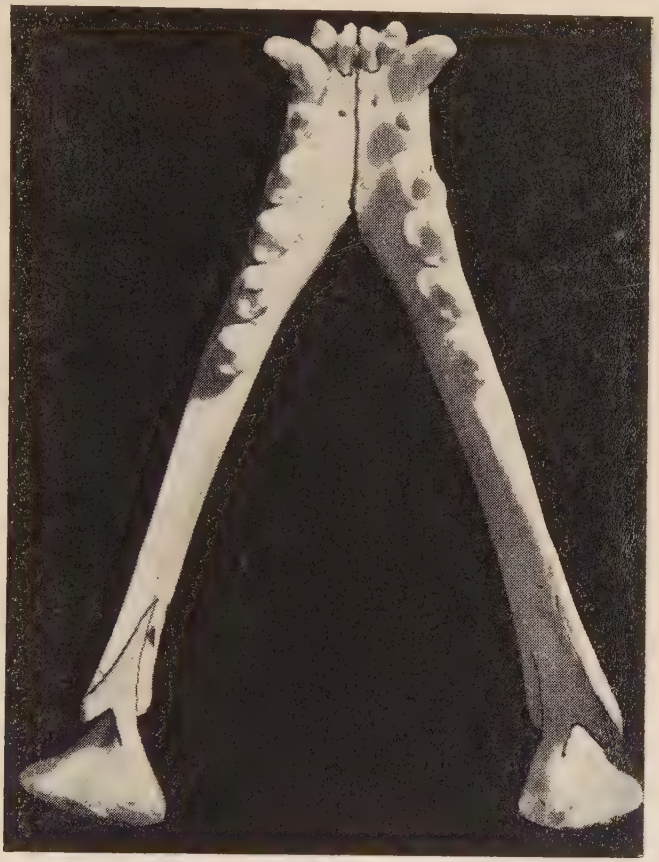


Fig. 9. — Mandibule de *Monachus monachus* Herm.

bule devient horizontale jusque vers l'angle postérieur de la mandibule, où elle s'infléchit, forme un angle obtus et se dirige vers le col du condyle.

La face ventrale du condyle possède un sillon parallèle au bord ventral de la surface articulaire, sillon qui correspond au bord ventral de l'apophyse postglénoïdienne, limitant l'ouverture de la bouche, à environ 60°.

La face latérale présente du côté rostral un bord arrondi qui commence avant la canine et est continué, en bas et en arrière, par le bord ventral de la mandibule.

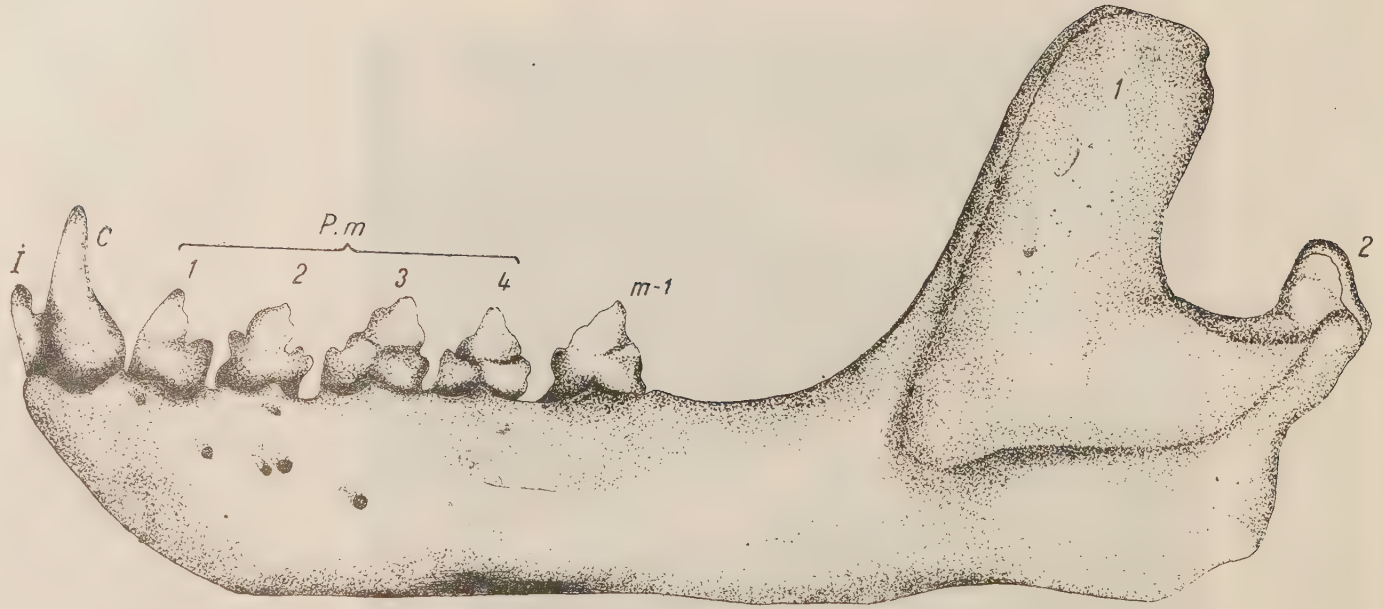


Fig. 10. — Mandibule de *Monachus monachus* Herm.

1 — apophyse coronoïde ; *2* — condyle.

Tableau

Espèce	Sexe	Longueur condylo-basale cm	Longueur totale cm	Hauteur du crâne cm	Largeur du crâne cm	Largeur interorbitale cm	Longueur de la boîte crânienne cm	Longueur des os nasaux cm	Longueur de la région faciale cm	Largeur des os nasaux cm	Largeur du museau entre les canines cm	Longueur de la rangée supérieure de dents à l'exclusion des incisives cm.	Hauteur des canines cm	Longueur basale du crâne cm	Longueur du palais dur cm	Largeur bizygomatique cm
Monachus monachus Herm. Crâne appartenant à la collection du Musée «Gr. Antipa»	♀	25,9	26,2	10,4	15,5	2,6	10,2	5,7	8,2	1,8	4,8	7,2	2,9	23,4	1,7	15,8
Monachus monachus Herm. d'après les données de Bobrinski		env. 30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	env. 20

Sur la face latérale de la mandibule on aperçoit, en face des prémolaires, environ 10—12 orifices plus marqués, disposés d'une manière irrégulière sur deux rangées.

La face médiale présente un bord dorsal et un bord ventral ayant des aspects communs avec ceux relevés sur la face latérale. Du côté rostral il y a une large surface d'articulation, l'articulation mandibulaire ; du côté caudal, devant l'apophyse coronoïde, à environ 2 cm du bord ventral, on remarque un orifice ovale d'environ 4 × 7 mm, orienté dans le sens rostro-caudal, continué par le sillon qui entoure le col du condyle sur les faces médiale et caudale. C'est l'orifice mandibulaire.

La formule dentaire est :

$$I\,\frac{2}{2};\quad C\,\frac{1}{1};\quad PM\,\frac{4}{4};\quad M\,\frac{1}{1}.$$

L'arcade dentaire maxillaire présente devant, les incisives et les canines. Les incisives médianes sont d'un tiers plus petites que celles latérales. Les canines sont puissamment développées, ayant une longueur d'environ 2 cm. Latéralement sont implantées dans l'arcade dentaire maxillaire les prémolaires et les molaires. Chaque prémolaire montre un tubercule médian plus développé et deux autres tubercules, situés l'un du côté rostro-médial (lingual) et l'autre du côté latéro-caudal (vestibulaire). Les prémolaires ont dans leur ensemble une section elliptique, le grand axe réunissant les petits tubercules. La molaire a des dimensions plus réduites que les prémolaires.

L'arcade dentaire mandibulaire possède à la partie antérieure des incisives et des canines, de même forme et situées de la même manière que sur le maxillaire. Les canines s'infléchissent en avant, vers l'extérieur.

L'aspect de la rangée de dents constituée de prémolaires et de molaires pourrait être comparé à une lame de scie dont les dents ont subi une torsion d'environ 45°, dirigée du dehors en dedans.

Les dimensions du crâne. Vu qu'il s'agit d'un animal rare et les probabilités de posséder à l'avenir un autre crâne étant aléatoires, nous croyons utile de fournir également quelques données craniométriques (voir le tableau), données qui n'abondent pas dans les publications.

Nous avons comparé en même temps les mensurations craniennes de l'exemplaire de *Monachus monachus* Herm. faisant l'objet de la présente note, avec les données fournies par Bobrinski, Kouznetzov et Kouziakine [4].

BIBLIOGRAPHIE

1. Avtokratov M. D., *Anatomia animalelor domestice*, Ed. de stat pentru literatură ştiinţifică, Bucarest, 1952.
2. Băcescu Mihai, *Foca, un animal pe cale de dispariţie în Marea Neagră*, Rev. ştiinţifică «V. Adamachi», 1948, **34**, *1*.
3. Blasius I., *Naturgeschichte der Säugethiere Deutschlands und der angrenzenden Länder von Mitteleuropa*, 1857.

4. Бобринский А. Н., Кузнецов А. Б., Кузякин П. А., *Определитель млекопитающих* СССР, Moscou, 1940, 168 — 170.
5. Boettger R. C., *Notizen zur Verbreitung und über die Verwandtschaftsbeziehungen der Mönchsrobbe (Monachus albiventer Boddaert)*, Zoologischer Anzeiger, 1951, **147**, *11—12*.
6. Borcea I., *Fauna Mării Negre pe litoralul Dobrogei*, Analele Dobrogei, 1878—1929, **1**, 108.
7. Călinescu R., *Mamiferele Romîniei*, Bucarest, 1930.
8. — *Les mammifères de la Dobrogea et surtout ceux du littoral de la Mer Noire*, Ann. Sc. Univ. Jassy, 1933—1934, **19**.
9. — *Focele de la Capul Caliacra*, Bul. Soc. Nat. din Romînia, 1936, *8*.
10. — *Foce de climat tropical și cămile de climat continental excesiv, la Caliacra*, Rev. Geografică Rom., 1939, **2**, *1*.
11. Caspers H., *Beobachtungen über das Vorkommen der Mönchsrobbe (Monachus monachus)*, Neue Ergeb. u. Probl. d. Zoologie, 1950.
12. Cuvier G., *Le règne animal*, Paris, 1828, vol. I et II, p. 199.
13. Ionescu A. M., *Mamiferele din Marea Neagră*, Bul. piscicol București, 1930, *3*.
14. Kühn Alfred, *Grundriss der Allgemeinen Zoologie*, Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 1949.
15. Trouessart L. E., *Faune des Mammifères d'Europe*, Berlin, 1910, p. 109.
16. Troïtzky A., *Contribution à l'étude des Pinnipèdes à propos de deux phoques de la Méditerranée ramenés de croisière par S.A.S. le Prince Rainier III de Monaco*, Bulletin de l'Institut Océanographique, Monaco, 1953, *1032*.
17. Weber Max, *Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia*, Berlin, vol. I et II.
18. *** *Le phoque moine capturé par S.A.S. le Prince Rainier*, Les amis du Musée Océanographique de Monaco, 1948, *6*.

Communiqué le 5 juillet 1956

DIE SCHUTZIMPFUNG GEGEN DIE ANSTECKENDE AGALAKTIE DER SCHAFE UND ZIEGEN MIT LEBENDEN KULTUREN VON *CAPROMYCES AGALACTIAE*

VON

I. POPOVICI

KORRESPONDIERENDES MITGLIED DER AKADEMIE DER RVR

M. ȚAGA und I. CÎRSTEȚ

Das Problem der vorbeugenden Immunisierung gegen die ansteckende Agalaktie der Schafe und Ziegen hat schon seit Beginn unseres Jahrhunderts zahlreiche Forscher beschäftigt. Es wurden aber seltene Versuche gemacht, um zu diesem Zwecke lebende Keime zu benützen; auch führten diese früher zu keinen praktischen Ergebnissen.

H. Carré [2] (1912) versuchte Schafe mit lebenden Keimen, die durch Behandlung mit Immunserum sensibilisiert wurden, antiagalaktisch zu immunisieren, erzielte aber keine befriedigenden Ergebnisse.

I. Bridré und A. Donatien [1] stellten fest, daß die aktive Immunisierung während der Laktationsperiode der Schafe sehr schwierig, ja sogar mit den bis zu dieser Zeit (1925) verwendeten Methoden, unmöglich ist.

P. Riegler und N. Stamatin [8] und N. Stamatin [9] sind der Meinung, daß die Impfung mit lebenden Kulturen im Herbst, nach der Entwöhnung, die Schafe gegen die Agalaktie in der nächstfolgenden Laktationsperiode schützen würde.

Das Problem der Benützung eines lebenden antiagalaktischen Schutzimpfstoffes wurde bei uns im Lande vom Institut für Pathologie und Tierhygiene seit dem Jahre 1951 von neuem aufgenommen und im Laufe von 5 Jahren wurde ein wichtiges Forschungs- und Beobachtungsmaterial gesammelt, welches in der vorliegenden Arbeit besprochen wird [3], [4], [5], [6], [7].

In der ersten Etappe unserer Forschungen versuchten wir einen passend abgeschwächten und mit immunisierenden Eigenschaften versehenen Stamm von *Capromyces agalactiae* aufzufinden. Die Versuche zeigten,

daß die in den letzten Jahren bei uns isolierten und im Laboratorium auf Fleischextraktbrühe mit Serum erhaltenen Stämme von *Capromyces agalactiae*, im allgemeinen eine geringere Ansteckungsfähigkeit besitzen und bei Schafen nur selten eine mehr oder minder schwere experimentelle Erkrankung verursachen.

Von den untersuchten Stämmen wurde jener mit der Bezeichnung Ag. I, der schon im Jahre 1951 isoliert wurde, auserwählt; dieser Stamm erwies sich schon zu Anfang als sehr schwach pathogen für Schafe und Ziegen und diente später zur Erzeugung des lebenden antiagalaktischen Schutzimpfstoffes.

Der Stamm Ag. I wurde im Laboratorium seit dem Jahre 1951 auf künstlichem Nährboden (Fleischextraktbrühe mit Serum) fortgepflanzt und behielt im Laufe der 5 Jahre sowohl die kulturellen als auch die pathogenen Eigenschaften unverändert bei. Der Stamm Ag. I wächst auf Serumnährboden gut und gibt reiche Kulturen. Das Aussehen der Kolonien auf festem Nährboden blieb während der 5 Jahre unverändert und unterscheidet sich von den erst kürzlich isolierten Stämmen nicht; die in Fleischextraktbrühe mit Serum entwickelten Stämme reduzieren das Methylenblau energisch.

Die pathogene Fähigkeit der Stämme Ag. I wurde seit ihrer Isolierung in jedem Jahre (1951—1956) untersucht und es wurde dabei festgestellt, daß diese unverändert blieb. Große Mengen von flüssigen Kulturen (50—60 ml), die den Schafen intraperitoneal oder intrapleural eingeimpft wurden, erzeugten nur selten leichte und vorübergehende Augenveränderungen. Bei säugenden Mutterschafen ruft die subkutane oder intramamare Impfung keine Veränderungen des Euters oder der Milchabsonderung hervor. Nach der intravenösen Impfung, war bei den untersuchten säugenden Mutterschafen, die Milch 7 Tage lang keimfrei.

Bei den Lämmern, denen 5—6 ml flüssiger Kulturen intravenös eingeimpft wurden, war weder eine Lokal-, noch eine allgemeine Reaktion bemerkbar, aber der Keim wurde noch nach 72 Stunden *p.v.* im Blute und in den Organen aufgefunden. Bei Lämmern folgt auf die intraartikuläre Impfung mit Ag. I - Kulturen gewöhnlich eine Artritis, die aber ohne Komplikationen nach 10—15 Tagen heilt.

Die intraokuläre Impfung erzeugt bei Lämmern eine Horn-Bindehautentzündung, welche ohne den Augapfel zu verändern, ausheilt.

Im Jahre 1956 wurde die Unschädlichkeit des Ag. I - Stammes von neuem untersucht und die Verbreitung sowie das Verbleiben der eingeimpften Keime im Organismus studiert. Die auf Fleischextraktbrühe gezüchtete Kultur von Ag. I wurde unter die Haut und intravenös in Dosen von 5 ml, sowie in Dosen von 0,5 ml intrazerebral eingeimpft und hat keinen sichtbaren Krankheitseffekt bei den so geimpften Tieren erzeugt.

In der folgenden Tabelle sind die Ergebnisse der Keimzüchtungen verschiedener Organe, von auf verschiedene Weise geimpften und nach verschiedenen Zeitabschnitten geschlachteten Lämmern, wiedergegeben.

Diese Versuche zeigen daß:

1. Der Ag. I-Keim sogar 15 Tage nach der subkutanen Impfung, in den der Impfstelle benachbarten Lymphdrüsen und manchmal selbst

Tabelle

Der Stamm Ag. I. Die eingeimpfte Menge. Impfstelle. Zeit der Opferung.	Hirn	Milz	Leber	Herz	Niere	Kniekehlendrüse	Äußere Leistendrüse	Vorschenkeldrüse	Innere Leistendrüse	Impfstelle	Zerebrospinalflüssigkeit	Augapfel	Gegenüberstehender Lappen
5 ml 3 Tage subkutan Innseite des Schenkels	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—			
5 ml 6 Tage subkutan	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+ Geschwulst 4 × 4 cm			
5 ml 8 Tage subkutan	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—			
5 ml 10 Tage subkutan	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—			
5 ml 15 Tage subkutan	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—			
5 ml 8 Tage intravenös	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
0,5 ml 10 Tage intrazerebral	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+ (geimpfte Hirnhälfte)	—	—	—

an der Impfstelle wiedergefunden werden kann, daß er aber in den anderen Organen, sogar nach 3 Tagen *p.v.*, nicht mehr nachweisbar ist.

2. Der Ag. I - Keim 10 Tage nach der intrazerebralen Impfung, in der eingeimpften Hirnhälfte (Impfstelle) wiedergefunden wurde.

Der Schutzwert des Stammes Ag. I ist schon seit dem Jahre 1951 bekannt. Die mit 1—2 ml Fleischextraktbrüheserumkultur dieses Keimes geimpften Schafe vertragen nach 30—45 Tagen eine intraartikuläre Infektion mit einer virulenten Agalaktiekultur, ohne örtliche oder allgemeine Störungen zu erleiden (0,1 ml).

Da andere Laboratoriumsversuche nicht mehr durchgeführt werden konnten, schritten wir daher direkt zur praktischen Anwendung dieser Stämme in der Form von lebenden Kulturen in Fleischextraktbrüheserum.

Seit dem Jahre 1952 bis zum Jahre 1956 wurden sowohl nothalber als auch vorbeugend, ungefähr 318 000 Schafe, von 53 privaten oder Volkswirtschaften, mit aus Ag. I erzeugtem Impfstoff geimpft

Im Jahre	1952	20 000	Schafe und	Ziegen
„ „	1953	78 000	„ „	„
„ „	1954	120 000	„ „	„
„ „	1955	100 000	„ „	„

ERZEUGUNGS- UND BENÜTZUNGSTECHNIK DES IMPFSTOFFES

Zur Schutzimpfung wurden Kulturen in Fleischextraktbrüheserum mit einem pH von 7,6 und nach einer guten 48—72 stündigen Entwicklung benützt. Nach den gewohnten Kontrollen was Reinheit und Unschädlichkeit anbetrifft, wurde die Kultur in zugeschmolzenen Ampullen geliefert. Der Impfstoff ist 60 Tage lang nach der Lieferung brauchbar.

Im Laufe der Jahre 1952—1953 wurde der Impfstoff in Dosen zu 1 ml subkutan eingespritzt; später (1954—1955) wurde die Intradermalimpfung mit 0,2 ml in den ventralen Teil des Schwanzes angewendet.

Zum größten Teil konnten die geimpften Herden beobachtet werden und abschließende Angaben sowohl über den Wert des lebenden, antiagalaktischen, in der Praxis angewandten Impfstoffes, als auch über die Impfreaktionen sowie über die Mängel dieser Methode gesammelt werden. Die Schutzimpfung mit lebender Kultur wurde in Bezirken und Ortschaften vorgenommen, die als alte Agalaktieherde bekannt waren. Es wurde in sehr verschiedenen Viehseuchebeständen, meistens in schon ofiziell erklärten Seuchenherden, die entweder im Ausbruch begriffen oder schon stark verseucht waren — in einzelnen Herden war der Erkrankungsperzentsatz am Impfungstage schon 50% — geimpft.

In einigen mit Agalaktie stark verseuchten Gebirgsbezirken wurden bei den Herden, die auf die Weide ins Gebirge zogen, vorbeugende Schutzimpfungen vorgenommen.

In mehreren Wirtschaften konnte die Wirkung der antiagalaktischen Schutzimpfung im Laufe mehrerer Jahre verfolgt werden.

Im Sommer des Jahres 1952, dem ersten Jahre der praktischen Anwendung des lebenden antiagalaktischen Impfstoffes, wurde mit diesem Impfstoff nur bei in sehr ungünstigen Bedingungen verseuchten Herden, in vorgeschrittenem Seuchenstadium und erst 20—30 Tage nach der ofiziellen Erklärung der Krankheit, eingegriffen.

In 25 verseuchten Herden, die mit diesem Impfstoff geimpft wurden, hörte die Krankheit endgültig und spätestens 14 Tage nach der Impfung auf. In stark verseuchten Herden konnte gewöhnlich, nach der Schutzimpfung, eine Verschlimmerung des Seuchenganges beobachtet werden, wobei die Kurve der Erkrankungsfälle in den ersten 6—7 Tage stark anstieg, um dann gegen den 14. Tag auf Null herabzusinken.

Bei frischen Seuchenausbrüchen erlischt die Krankheit endgültig gegen den 7—8. Tag. In zwei Herden, die vor der Schutzimpfung als seuchenfrei betrachtet wurden, aber einer verseuchten Wirtschaft angehörten, konnte nach der Schutzimpfung eine leichte Form der Agalaktie beobachtet werden, die bis zu 15% des Bestandes einer dieser Herden befiel.

In diesem Falle scheint die bei den geimpften Schafen beobachtete leichte Form der Agalaktie von den eingeimpften Keimen hervorgerufen zu sein (die Impfung erfolgte im Monate August, also bei sehr großer Hitze).

Im Sommer des Jahres 1953 wurden mit lebenden Kulturen ungefähr 78 000 Schafe subkutan geimpft. Nach der Impfung konnten 23 Schafherden mit insgesamt 58 000 Schafen näher beobachtet werden. Auch in diesem Jahre wurde mit Hilfe der Schutzimpfung, zum größten Teil bei verseuchten oder von der Seuche direkt bedrohten Herden eingegriffen. Die Seuche erlosch in allen Fällen höchstens 15 Tage nach der Impfung mit lebenden Kulturen.

Bei neuen Seuchenherden, bei welchen die Erkrankungen noch nicht 5% des Bestandes überschritten hatten, erlosch die Krankheit

endgültig 7—8 Tage nach der Impfung. Bei schweren Seuchengängen erlosch die Krankheit nach 14—15 Tagen, wobei der größte Perzentsatz der neuen Krankheitsfälle — nach der Impfung — 14% betrug. Einige prophylaktisch geimpfte Herden blieben im Sommer des Jahres 1956 von dieser Krankheit unberührt, obwohl sie mit anderen verseuchten Herden die ganze Zeit in Berührung kamen.

In diesem Jahre konnten wir bei einer größeren Zahl von Schafherden auch die Nachwirkungen der Impfung beobachten.

Die Reaktionen an den Impfstellen waren im allgemeinen sehr gering oder abwesend. Nur bei einer einzigen Herde wurden bei den geimpften Tieren an der Impfstelle Anschwellungen (Ödeme) beobachtet, welche in einigen Fällen in Abzesse übergingen.

Als Nachimpfungsreaktion erschien im Sommer des Jahres 1953 fast immer eine Milchleistungsverminderung. In den meisten Fällen wurde bei einer Herde, in den ersten 2—4 Tagen nach der Impfung, eine Verringerung von 5—10% der normalen Milchleistung, festgestellt. Die Milchmenge sank in einigen Fällen bis auf 25%, was aber auch andere Gründe haben könnte.

Nach der Impfung mit lebenden Keimen, wurden in 3 Schafherden bei einigen Schafen auch pathologische Veränderungen des Euters beobachtet, die sich durch verschieden starke Entzündungen und durch gewisse Änderungen der Milch bemerkbar machten. In diesen Herden wurde die Impfung nach dem Ausbruch der Krankheit vorgenommen und es ist nicht festzustellen, ob die Veränderungen des Euters den eingeimpften Keimen oder der natürlichen Krankheit zuzuschreiben sind.

Bei Lämmern, die mit geimpften Schafen in Berührung kamen oder von ihnen gesäugt wurden, konnten keine Erkrankungen verzeichnet werden.

Die Dauer der antiagalaktischen Immunität kann bei Schafen, die subkutan mit lebenden Kulturen geimpft wurden, auf mindestens ein Jahr geschätzt werden. So wurden im Jahre 1952 in der stark mit Agalaktie verseuchten Gegend P., ungefähr 8 000 Schafe mit lebenden Kulturen geimpft. Im Sommer des Jahres 1953 brach die Krankheit in den geimpften Herden, zum ersten Male seit vielen Jahren, nicht mehr aus.

In einer anderen Wirtschaft wurde bei den, im vorigen Jahre mit lebenden Kulturen geimpften Schafen, kein einziger Fall von Agalaktie beobachtet, obwohl diese Herde im Jahre 1953 um 300 junge, ungeimpfte Schafe anwuchs, welche alle an Agalaktie erkrankten.

Ähnliche Beobachtungen konnten bei vielen Herden gemacht werden.

Der antiagalaktische Schutzimpfstoff wurde in 2 Jahren bei ungefähr 100 000 Schafen und Ziegen benützt und es konnten dabei folgende Schlußfolgerungen gezogen werden:

1. Die subkutane antiagalaktische Schutzimpfung mit lebender Kultur beugt dem Ausbruch der Krankheit in den von der Seuche bedrohten Herden vor und bringt in den angesteckten Herden — spätestens 14 Tage nach der Schutzimpfung — die Seuche endgültig zum Erlöschen. Die Impfung wird im Frühjahr, zu Beginn der Laktationsperiode, besser ertragen.

2. Nach der Impfung der Schafe beobachtet man öfters eine fühlbare Verminderung der Milcherzeugung; manchmal auch Entzündungen des Euters, die als Folge charakteristische Veränderungen der Milch haben.

Im Jahre 1954 wurden die antiagalaktischen Schutzimpfungen mit lebenden Keimen fortgesetzt und die geimpften Herden wurden unter Beobachtung gestellt. Es wurden ungefähr 130 000 Dosen dieses Schutzimpfstoffes hergestellt und geliefert, aber es konnten nur 19 Wirtschaften mit insgesamt 83 000 Schafen unter Beobachtung gehalten werden.

Um die unerwünschten Nachwirkungen der Impfung aufzuheben, wurde die Technik der Schutzimpfung abgeändert: die Dosis wurde auf 0,2 ml herabgesetzt und an Stelle der subkutanen Impfung, wurde die intradermale angewandt.

Unverseuchte Herden und zwar 39 000 Schafe aus Einheiten und Volkswirtschaften, die als alte Seuchenherde bekannt waren, wurden vorbeugend geimpft.

Im Sommer des Jahres 1954 haben wir in den vorbeugend geimpften Herden keinen einzigen Erkrankungsfall beobachtet. In einer einzigen Herde sollen 2 Fälle von Agalaktie bei ungeimpften Lämmern, zwei Wochen nach der Impfung, beobachtet worden sein.

In frischen Seuchenausbrüchen hat sich die intradermale Schutzimpfung — mit der verkleinerten Dosis — als genau so wirksam erwiesen wie die subkutane, da sie die Verbreitung der Seuche in 7—10 Tagen endgültig unterbrach.

Die intradermale Impfung, die bei vorgeschrittenen Verseuchungen bei kleineren Beständen und in den heißen Monaten angewandt wird, hat in den folgenden 6—7 Tagen eine Seuchenverbreitung zur Folge, wonach die Krankheit verschwindet.

So traten bei einer Herde von 686 Schafen, bei welcher in 10 Tagen 76 Fälle von Agalaktie verzeichnet wurden, nach der intradermalen Impfung in 7 Tagen andere 111 neue Erkrankungen auf, wonach die Seuche erlosch. Wenn man bei einer derartigen Seuche nicht mit der Schutzimpfung eingreift, so erreichen die Krankheitsfälle die ganze Herde, also 100 %.

Folglich kann man nach der intradermalen Impfung mit verminderter Dosis und nach aufmerksamer Beobachtung der Lokalreaktionen den Schluß ziehen, daß diese Reaktionen um vieles schwächer sind als die nach der subkutanen Impfung mit 1 ml Kultur. Die Verminderung der Milchabsonderung wurde nicht in allen Fällen beobachtet, aber sie sank trotzdem bei den meisten Herden in 3—7 Tagen nach der Impfung um 2—5 %.

Nur ausnahmsweise wurden nach der intradermalen Impfung Reaktionen am Euter bemerkt.

Einige Herden, die im Jahre 1953 geimpft wurden, weideten im Jahre 1954 mit von Agalaktie verseuchten Schafen zusammen, ohne wiedergeimpft zu werden. Trotzdem wurden sie dabei nicht krank. Diese Tatsache ist nochmals der beste Beweis, daß die Impfung mit lebenden Kulturen eine Immunität verleiht, die mehr als ein Jahr dauert.

Im Jahre 1955 wurde die Benützung des lebenden antiagalaktischen Schutzimpfstoffes in der Praxis fortgesetzt und insgesamt über 100 000 Schafe und Ziegen wurden intradermal geimpft. In diesem Jahre wurden die meisten Impfungen in der zweiten Hälfte des Sommers und in weniger günstigen Bedingungen vorgenommen, wobei die Ergebnisse mit jenen des Vorjahres gänzlich im Einklang sind.

Der Schutzwert des benützten Impfstoffes hat sich nochmals bestätigt, aber es fehlte auch nicht an einigen unerwünschten Nachimpfungserscheinungen.

In diesem Jahre konnten wir eine Vierjahresbilanz über die antiagalaktische Schutzimpfung in einigen dauernd verseuchten Bezirken machen.

So ist in der Gegend C., in welcher im Laufe von einigen Jahren die antiagalaktische Schutzimpfung weitläufig angewendet wurde (100 000 Schafe im Jahre 1954), der Seuchenstand um vieles besser geworden und im Jahre 1955 sind nur noch sporadische Krankheitsfälle aufgetreten, die mit Hilfe des Impfstoffes bekämpft wurden.

Dieselbe Beobachtung konnte auch in der Gegend P. gemacht werden, wo früher alle Herden von der Seuche angesteckt waren.

SCHLUSSFOLGERUNGEN

1. In der Bekämpfung der ansteckenden Agalaktie der Schafe und Ziegen wurde zum ersten Mal in der Wissenschaft die antiagalaktische Schutzimpfung mit lebenden Kulturen, eines abgeschwächten Stammes von *Capromyces agalactiae* in großem Ausmaße angewendet. Im Laufe der letzten 4 Jahre wurden in Rumänien 328 000 Schafe und Ziegen mit lebendem Impfstoff geimpft.

2. Die Impfung mit lebenden, abgeschwächten Keimen hat sich als wirksam erwiesen, da sie den Ausbruch der Krankheit bei den der Ansteckung ausgesetzten Herden unterbindet und die ausgebrochenen Seuchen zum Erlöschen bringt. Der Impfstoff gewährt eine verläßliche Immunität, welche sich nach 10 —12 Tagen einstellt und deren Dauer auf wenigstens 12 Monate eingeschätzt wird.

3. Mutterschafe, die mit abgeschwächten Kulturen geimpft wurden, bleiben einige Zeit Keimträger, bilden aber für säugende Lämmer und für andere ungeimpfte Tiere, keine Gefahr.

4. Bei Schafen, die gemelkt werden, bemerkt man nach der Impfung oft eine vorübergehende Verringerung der Milchleistung und manchmal unbedeutende und vorübergehende Euterschwellungen (Euterödeme) sowie eine Überempfindlichkeit des Euters.

5. Die Impfung mit lebenden Kulturen wird im Frühjahr, zu Beginn der Laktationsperiode besser ertragen. Bei fortgeschrittenen Seuchen und insbesondere in den heißen Monaten, erfolgt in den ersten 5—6 Tagen, nach der Impfung mit lebenden Keimen, gewöhnlich ein Zunehmen der Krankheitsfälle.

LITERATUR

1. J. BRIDRÉ, A. DONATIEN, *Le microbe de l'agalaxie contagieuse du mouton et de la chèvre*, Annales de l'Institut Pasteur, Paris, 1925, S. 39.
2. H. CARRÉ, *L'agalaxie de la brebis et de la chèvre*, Annales de l'Institut Pasteur, Paris, 1912, S. 26.
3. C. GRIGORE, *Studiul epizootologic al agalaxiei contagioase a oilor şi caprelor din R.P.R.*, Anuarul Institutului de patologie şi igienă animală, 1953, **4**, 143.
4. I. POPOVICI, M. ŢAGA, I. CÎRSTET, *Cercetări asupra vaccinării împotriva agalaxiei contagioase a oilor*, Anuarul Institutului de patologie şi igienă animală, 1952, **3**.
5. — *Studiul puterii reductoare a culturilor de Capromyces agalactiae*, Anuarul Institutului de patologie şi igienă animală, 1952, **3**.
6. I. POPOVICI, M. ŢAGA, C. GRIGORE, I. CÎRSTET, *Cercetări asupra profilaxiei specifice în agalaxia contagioasă a oilor şi caprelor*, Anuarul Institutului de patologie şi igienă animală, 1953, **4**, 336.
7. I. POPOVICI, M. ŢAGA, I. CÎRSTET, *Vaccinarea intradermică cu germeni vii împotriva agalaxiei contagioase a oilor şi caprelor*, Anuarul Institutului de patologie şi igienă animală, 1955, **5**.
8. P. RIEGLER, N. STAMATIN, *Cercetări asupra agalaxiei oilor în Romînia*, Arhiva veterinară, 1934, **26**.
9. N. STAMATIN, *Virusul agalaxiei contagioase a oilor şi caprelor şi infecţiunea produsă de acest virus*, Bukarest, 1948.

Mitgeteilt den 31. Oktober 1956

ГЕРАСИМ КОНСТАНТИНЕСКУ
ЧЛЕН-КОРРЕСПОНДЕНТ АКАДЕМИИ РНР
И
ЕЛЕНА НЕГРЯНУ

НОВЫЕ ПЕРСПЕКТИВНЫЕ ГИБРИДЫ ДЛЯ ВИНОГРАДАРСТВА РНР

I. ВВЕДЕНИЕ

Виноградарство в РНР опирается на богатый сортимент как плодоносящих, так и подвойных сортов. Этот сортимент насчитывает множество румынских сортов, культивирующихся уже сотни лет в виноградарских районах страны.

Из этих сортов, сохранившихся еще в культуре и наиболее известных, следует назвать следующие: Галбена, Плэвайя и Згихара, служивших для приготовления вин широкого потребления в винодельческих хозяйствах Молдовы; Гординул и Бэшиката — в винодельческом центре Дялул-Маре; Брагина, Крымпошия и Горданул — в Дрэгэшани; Бербечелул, Рошиоара, Бэтута нягрэ, Негру выртос и Негру моале — в равнинных виноградниках Олтении; Бакатор, Мустоаса де Мадерат и Иордована — в Трансильвании; Кряца, Мажарка и Кёви-Динка — в Банате [4], [16], [17] и [18].

Из сортов для приготовления высококачественных вин еще культивируются: Граса, Фетяска и Тырцэра в Котнаре, и Фетяска королевская в Трансильвании — для белых вин высокого качества; Бэбяска нягрэ в Никорешти и Кадарка в Минише и Рекаше — для высокосортных красных вин.

Для ароматных вин остались в культуре сорт Тэмыйоасэ в Дрэгэшани, Дялул-Маре и, в особенности, в Пиетроаса-Бузэу, и сорта Бусуйоака де Бохотин и Бусуйоака розэ — в Молдове.

Из столовых сортов остались в культуре Коарна белая и черная и Разакия белая и красная.

Сортимент культурных сортов значительно обогатился после нападения филлоксеры, когда в винодельческие хозяйства страны проникли

различные сорта плодоносящей и подвойной лозы, происходящие из всех винодельческих стран.

Некоторые из этих сортов натурализовались, найдя в различных виноградарских центрах страны значительно более благоприятные условия для вегетации и плодоношения, чем на своей родине. Эти сорта остались и распространились в культуре. Другие же, не имеющие особенной ценности, рассеялись и представляют сейчас лишь коллекционный и систематический материал, являясь в то же время балластом для практического виноградарства.

Из зарубежных, акклиматизировавшихся сортов, вошедших в хозяйственный сортимент РНР, и районированных надо назвать следующие сорта, являющиеся наиболее важными для производства: Алиготэ, Сент Емилион, Гамэ Божоле и Опорто; для высших сухих сортов вина: Рислинг, Совиньон, Траминер, Пино черный и Каберне Совиньон; для десертных ликерных вин: Пино гри и Шардонне; для ароматных вин: Мускат Оттонел; для десертного винограда: Перла де Саба, Реджина виилор, Шасла, Мускат гамбургский, Афуз-Али и Бикан; для приготовления изюма: Киш-Миш и Султанине [15], [16], [17], [18], [19], [20] и [21].

Кроме этого, еще несколько менее важных сортов пополняют в настоящее время сортимент нашего виноградарства. Наряду с районированными сортами, в ампелографические коллекции вошло до 1956 года свыше 400 сортов винограда.

В качестве подвоев в виноградарстве РНР пользуются в настоящее время двумя видами: *Riparia* — в форме биотипа Рипария Глуар и *Rupestris* — в форме биотипа Рупестрис дю Ло, а в качестве гибридных: Берляндиери × Рипария в форме селекционных сортов Телеки 8 Б, Кобер 5 Б. Б. и Крэчунел 2. Пользуются еще, но реже, гибридом Шасла × Берляндиери 41 Б. [1] и [8].

Остальные, встречающиеся в РНР подвои видов и гибридов, которых насчитывается свыше 50, не применяются на практике и служат лишь для ампелографического учета. Из них следует отметить гибриды Рипария × Рупестрис 101—14, 3306 и 3309, Арамон × Рупестрис Ганзин № 1 и Мурверде × Рупестрис 1202, широко распространенные на первых этапах восстановления погибших от филлоксеры виноградников.

Группируя плодоносящие сорта по выполняемым ими ролям и связывая их и с перспективными в производственном отношении сортами, можно видеть что, хотя виноградарство РНР и располагает богатым выбором сортов, все же эти сорта не удовлетворяют еще всех хозяйственных потребностей плана и в особенности не используют полностью имеющихся естественных условий, чрезвычайно благоприятных для культуры винограда, но в то же время и крайне разнообразных.

Некоторые сорта, хотя и дают виноград очень хорошего качества, не всегда, однако, обеспечивают получение из года в год достаточно высоких и устойчивых урожаев; другие же, высокоурожайные, не удовлетворительны в качественном отношении. В некоторых случаях сорта, входящие в теперешний сортимент, не могут хорошо приспособиться к

естественным условиям. Подобные же недостатки наблюдаются и у подвоев.

По этой причине назрела необходимость улучшить имеющийся сортимент и пополнить его новыми сортами, могущими удовлетворять растущие хозяйственные потребности, ставящие новые задачи и перед виноградарством.

Улучшение существующего сортимента производится путем районирования сортов в биологической или технологической ассоциации, путем применения клональной или массовой селекции, путем выведения новых сортов, пользуясь половой или вегетативной гибридизацией, а также и путем применения метода ментора.

За последние годы в РНР был опубликован в этой области ряд монографий [2], [3], [5], [6], [7], [9], [10], [11], [12], [13], [14], [15], [16].

Закончившиеся работы по районированию сократили число сортов, ассоциировали их между собой и установили направление производства в зависимости от приспособленности сортов к условиям среды. В отношении гибридов, полученных от сортов Коарнэ и Бикан, отмечается тот факт, что, хотя оба материнские сорта являются самостерильными [17], [18] и имеют функционально женские цветки, новополученные гибриды самоплодные с нормальными цветками; гибридный сорт, полученный от сорта Коарнэ нягрэ, сохраняет остальные признаки материнского сорта, тогда как гибрид Бикана изменяет цвет из белого в черный. Оба гибридных сорта более раннеспелые и лучше приспособлены к почвенно-климатическим условиям лесостепи с континентальным климатом [5].

Установлено также, что некоторые новые сорта, высаженные на собственных корнях, устойчивы к филлоксере уже в течение ряда лет; другие сорта обладают новыми признаками в отношении цвета и вкуса (аромат муската, розы и пр.) [2], [3], [13] и [14].

При применении подвойного ментора были получены изменения признаков и свойств винограда, как например цвета ягод, превратившегося из черного в розовый или белый, увеличение веса ягод и концентрации сахаров, более повышенная кислотность, перемена вкуса на ароматный и пр.

Путем применения ментора при направленном воспитании виноградных сеянцев, полученных из семян и применяя прием двойной зеленой прививки, добились получения новых морфологических признаков, как например типа цветков и формы фасциированных ягод, или же изменения биологического порядка, как например более высокой плодовитости подвергшихся прививке ментора гибридов, отсутствия семяточек в гнездах завязи и семян в ягодах, большей раннеспелости винограда.

В настоящей работе описываются перспективные для виноградарства РНР гибриды, полученные в Бухаресте в 1948—1955 годах секцией виноградарства Агрономического научно-исследовательского института, в сотрудничестве с кафедрой по виноградарству Агрономического института имени Николае Бэлческу.

II. МЕТОД РАБОТЫ

В зависимости от поставленной цели, в качестве метода работы пользовались отбором, естественной или искусственной гибридизацией, как это было уже указано в предыдущих работах [5], [6], [13] и [14].

В каждом отдельном случае семена собирались в фазе полной зрелости винограда или же при его перезревании (в октябре). Через 1 — 2 месяца после сбора они высевались в теплом парнике, где проростали приблизительно через 20 — 25 дней. Примерно через месяц после прорастания сеянцы высаживались в горшки, а весной, в мае месяце, переносились в грунт на постоянное место.

Уход в парнике и грунте применялся обычный. При высадке сеянцы получали дозу жидкого удобрения, состоящего из 50 г суперфосфата, 30 г азотнокислого аммония и 25 г калиевой соли на 10 литров воды, вносимого в 4 ямки вокруг каждого куста.

Зимой половина побегов каждого куста покрывалась землей, остальные же оставлялись непокрытыми для проверки морозоустойчивости. В конце лета, в июле-августе, верхушки побегов не опрыскивались с целью проверки устойчивости к поражению мильдью.

Отметки производились при распускании почек — в отношении морозоустойчивости, при цветении — в отношении типа цветков, при начале созревания и при полном созревании — в отношении цвета, вкуса и аромата винограда и содержания в нем сахара. Для подвоев отмечалось еще и количество полученной осенью при уборке древесины.

В качестве исходного материала пользовались широко распространенными сортами, известными своими качествами, урожайностью и устойчивостью к болезням и вредителям, а также и сортами с недостатками, непосредственно отражающимися на урожайности, как например самостерильными сортами.

Имелось целью выведение новых гибридных сортов для получения столового винограда и вина или для получения подвоев.

Вновь полученные гибриды, оказавшиеся явно хорошего качества или устойчивыми к болезням и неблагоприятной погоде, размножались после первого же года плодоношения на двух параллельных участках на собственных корнях и привитые на дичке, причем с этой целью применялась схема быстрого размножения [6]. Некоторые из гибридных растений подвергались одновременно воспитанию ментора, с применением двойной зеленой прививки.

III. ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Из общего числа свыше 4000 сеянцев в возрасте от 2 до 7 лет, полученных до 1955 года, прошли первое и второе размножение около 100 гибридных сеянцев, из которых некоторые обладают признаками особой практической важности.

В настоящей работе описываются 29 из этих гибридов, причем для каждого из них указывается номер, которым он отмечен, родители,

год получения, год посадки в грунт и плодоношения, а также и главнейшие признаки и свойства, касающиеся типа цветков, цвета и величины ягод, вкуса и степени концентрации сахаров в сусле. Для подвоев указывается еще и количество древесины, полученной при уборке.

Описание гибридов делается по группам, по их назначению и по году их получения.

Группа I. Гибриды для столового винограда

а) *Серия 1948 — 1949 годов*

Гибрид 1/2/7 — получен путем отбора из семян сорта Бикан, являющегося функционально женским [5] и [18]. Посаженный в грунт в 1949 году, начал плодоносить в 1952 году, через три года после посадки. В отличие от материнского растения, гибрид имел нормальные двуполые, самоплодные цветки ; грозди состоят из круглых черных ягод типа Муската гамбургского, с мясистой и крепкой мякотью.

Этот гибрид очень урожайный. В течение 1952—1955 годов, при созревании, содержание сахара в винограде равнялось 140, 143, 149 и 159 г/л ; гибрид был классифицирован годным для получения столового винограда.

Новые признаки : нормальный тип цветка, черный цвет ягод и большая раннеспелость по сравнению с материнским сортом.

Гибрид 1/2/24 — получен в 1948 году путем отбора из семян сорта Бикан, являющегося функционально женским [18]. Будучи посажен в грунт в 1949 году, начал плодоносить в 1953 году, через четыре года после посадки. Отличается от материнского сорта нормальными двуполыми цветками, гроздями с крупными ягодами типа Бикан, но черного цвета, хорошего вкуса и более ранним созреванием. Степень концентрации сахара в соке равнялась в 1953—1955 годах, соответственно 169, 156 и 179 г/л, превзошедши в этом отношении гибрид 1/2/7. Был классифицирован как годный для получения столового винограда.

Новые признаки : нормальный цветок, черный цвет ягод, более раннее созревание, более высокое содержание сахаров в соке.

Гибрид 1/3/8 — получен в 1948 году путем отбора из семян сорта Коарнэ нягрэ, являющегося функционально женским [15], [17] и [18]. Посаженный в грунт в 1949 году, начал плодоносить в 1954 году, через пять лет после посадки. В отличие от материнского сорта, имеет нормальные цветки, гроздья с белыми ягодами типа Коарнэ, с ароматным вкусом, средней величины и поздним созреванием. В 1954—1955 гг. концентрация сахара равнялась соответственно 128 и 140 г/л. Гибрид был классифицирован как годный для столового винограда.

Новые признаки : нормальный цветок, белый цвет и ароматный вкус ягод.

Гибрид 1/3/10 — получен в 1948 году путем отбора из семян сорта Коарнэ нягрэ, являющегося функционально женским [15], [17] и [18]. Будучи высажен в грунт в 1949 году, начал плодоносить в 1952

году, через три года после посадки. Отличается от материнского сорта нормальным цветком [5]; виноград типа материнского сорта, с большой и рыхлой гроздью и продолговатыми, черными и крепкими ягодами, более раннеспелый. Степень концентрации сахара в соке в 1952—1955 годах равнялась соответственно 142, 145, 160 и 168 г/л. Гибрид был классифицирован годным для получения столового винограда, более высокого качества, чем материнский сорт.

Новые признаки: нормальный цветок и большая раннеспелость.

Гибрид 7/1/13 — получен в 1949 году путем отбора из семян сорта Коарнэ албэ, являющегося функционально женским [15], [17] и [18]. Посаженный в грунт в 1950 году, начал плодоносить в 1955 году, то есть через пять лет после посадки. Отличается от материнского сорта крупными, овальной формы ягодами белого цвета, сочными с мускатным вкусом, а также и большой раннеспелостью. В 1955 году концентрация сахара была 190 г/л, что также отличало его от материнского сорта, у которого в том же году концентрация сахара равнялась лишь 176 г/л. Превосходя материнский сорт, гибрид был классифицирован годным для столового винограда.

Новые признаки: ароматный вкус, большая раннеспелость и более высокая концентрация сахара в соке.

Гибрид 7/8/33 — получен в 1949 году путем отбора из семян сорта Цыца вачий, который является функционально женским [18]. Будучи посажен в грунт в 1950 году, начал плодоносить в 1953 году, то есть через три года после посадки. В отличие от материнского сорта, имеет нормальные цветки, белые ягоды продолговатой формы, как у сорта Цыца вачий, позднеспелый. В 1955 году, когда большинство сортов пострадало от гнили, виноград этого сорта оказался очень устойчивым к поражению серой плесневидной гнилью *(Botrytis cinerea)*. В 1949 — 1950 годах концентрация сахара в соке равнялась соответственно 116, 120 и 128 г/л. Гибрид был признан годным для столового винограда, но должен еще испытываться в условиях культуры холмистых районов.

Новые признаки: нормальный цветок, сильная устойчивость к поражению гнилью.

Гибрид 7/1/38 — получен в 1949 году путем отбора из семян сорта Чауш белый, являющегося функционально женским [18]. Посаженный в грунт в 1950 году, начал плодоносить в 1953 году, через три года после посадки. В отличие от материнского сорта, имеет нормальный цветок, белые, крупные ягоды овальной формы, созревает в конце сентября, морозоустойчив. В 1953 — 1955 годах концентрация сахара в соке равнялась соответственно 170, 150 и 184 г/л. Гибрид был признан годным для получения столового винограда.

Новые признаки: нормальный цветок, хорошая морозоустойчивость.

Гибрид 7/10/17 — получен в 1949 году путем отбора из семян сорта Чауш белый, являющегося функционально женским [18]. Посаженный в грунт в 1950 году, начал плодоносить впервые в 1953 году, то есть через три года после посадки, так же как и гибрид 7/1/38. Цветок у него функционально женский, как и у материнского сорта; большие рыхлые

грозди с крупными круглыми ягодами черного цвета, с мясистой мякотью, очень приятного вкуса; полная зрелость наступает в начале октября. В 1953—1955 годах концентрация сахаров равнялась соответственно 147, 156 и 162 г/л. Гибрид был признан превосходящим материнский сорт и годным для получения столового винограда.

Новые признаки: черный цвет, ягоды круглые, крупные, очень вкусные.

б) *Серия 1950 — 1951 годов*

Гибрид 5/3/5 — получен в 1950 году путем искусственного скрещивания функционального женского [17], [18] сорта Цыца вачий, в качестве материнского, и сортом Сейбель 7603 с нормальными цветками, в качестве отцовского сорта, причем последний является более раннеспелым. Посаженный в грунт в 1951 году, начал плодоносить в 1954 году, то есть через три года после посадки. В отличие от материнского сорта имеет нормальные цветки, ягоды белые, крупные, продолговатые, типа Коарнэ, с золотистым оттенком и приятным вкусом; созревает в конце сентября. В 1954 — 1955 годах концентрация сахара явно более высокая, чем у материнского сорта, равнялась 174 г/л. Гибрид был классифицирован как столовый сорт.

Новые признаки: нормальные цветки и повышенное содержание сахара в винограде.

Гибрид 6/12/10 — был получен в 1950 году путем искусственного скрещивания функционального женского сорта [15], [17] и [18] Коарнэ нягрэ, в качестве материнского, с сортом Афуз-Али розовый с нормальными цветками, в качестве отцовского сорта. Посаженный в грунт в 1951 году, начал плодоносить в 1955 году, на четвертый год после посадки. Грозди, с черными, продолговатыми ягодами, типа Корпишон, с переходом к форме ягод сорта Гиара де вултур; созревание в конце сентября. В 1955 году концентрация сахара в соке равнялась 172 г/л. Гибрид был классифицирован как столовый сорт.

Новые признаки: форма и цвет ягод.

Гибрид 2/13/22 — был получен в 1951 году путем отбора из семян функционально женского сорта Коарнэ нягрэ [15], [17] и [18]. Посаженный в грунт в 1952 году, начал плодоносить в 1955 году, то есть через три года после посадки. В отличие от материнского сорта, имеет цветки нормальные, грозди типа Коарнэ нягрэ, с крупными ягодами, очень черного цвета. Сравнительно позднеспелый; в 1955 году содержание сахара равнялось 150 г/л сусла. Гибрид признан годным для получения столового винограда, но должен еще испытываться в условиях культуры холмистых районов.

Новые признаки: нормальные цветки и интенсивный черный цвет ягод.

Гибрид 2/12/14 — был получен в 1951 году путем искусственного скрещивания между материнским сортом Бикан со стерильной пыльцой [15], [17] и [18] и отцовским сортом Афуз-Али с плодоносной пыльцой. Будучи высажен в грунт в 1952 году, начал плодоносить в

1954 году, то есть через два года после посадки. Цветки женские, грозди крупные, с круглыми мясистыми ягодами, розового цвета, очень приятного вкуса. Созревает в конце сентября. В 1954 — 1955 годах степень концентрации сахара в сусле равнялась соответственно 168 и 174 г/л. Гибрид был классифицирован как столовый сорт.

Новые признаки: розовый цвет, отличающийся от цвета обоих родительских сортов.

Гибрид 2/13/8 — был получен в 1951 году путем отбора из семян функционального женского сорта Бикан [15], [17] и [18]. Будучи посажен в грунт в 1952 году, он начал плодоносить в 1955 году, то есть через три года после посадки. В отличие от материнского сорта, имеет нормальные цветки, очень крупные и красивые ягоды типа Бикан, созревание позднее, в октябре. В 1955 году содержание сахара в сусле равнялось 134 г/л. Гибрид был классифицирован годным для получения десертного винограда, но должен еще испытываться в конкурсной культуре и в условиях холмистых районов.

Новые признаки: нормальные цветки и крупные ягоды, как у материнского сорта.

Гибрид 3/1/3 — был выведен в 1951 году путем скрещивания материнского сорта Бикан со стерильной пыльцой [15], [17] и [18] с отцовским сортом Реджина виилор с плодоносной пыльцой. Будучи посажен в 1952 году, этот гибрид начал плодоношение в 1955 году, то есть через три года. Имеет нормальные цветки, грозди с продолговатыми ягодами, как у сорта Цыца вачий, крепкую, мясистую и хрустящую мякоть, приятный вкус; созревает в конце сентября. В 1955 году концентрация сахара в сусле равнялась 160 г/л. Гибрид был классифицирован как столовый сорт.

Новые признаки: нормальные цветки, какими материнский сорт не обладает, и продолговатые ягоды, чего не наблюдается ни у одного из родительских сортов.

Гибрид 3/4/25 — был выведен в 1951 году путем скрещивания материнского сорта Коада вулпий со стерильной пыльцой с отцовским сортом Мускат гамбургский с плодоносной пыльцой. Был посажен в грунт в 1952 году и начал плодоношение в 1955 году, то есть через три года после посадки. Гибрид имеет нормальные цветки, виноград черный, типа Коарнэ, с крупными продолговатыми ягодами; созревание позднее, в октябре. Содержание сахара низкое; в 1955 году оно равнялось 136 г/л. Гибрид был признан годным в качестве столового винограда.

Новые признаки: цветки нормальные, в отличие от материнского сорта, ягоды продолговатые, крупные, чего не наблюдается ни у одного из родительских сортов.

Гибрид 3/5/17 — получен в 1951 году путем скрещивания материнского сорта Коада вулпий со стерильной пыльцой с отцовским сортом Бусуйоака розэ де Молдова, с плодоносной пыльцой. Посаженный

в грунт в 1952 году, начал плодоношение через два года после посадки, в 1954 году. Гибрид имеет нормальные цветки, крупные рыхлые грозди с белыми, овальными и крепкими ягодами. В 1954 и 1955 годах концентрация сахара была равна соответственно 165 и 180 г/л. Ввиду того, что гибрид превзошел обоих родителей, он был признан годным в качестве столового сорта.

Новые признаки: нормальные цветки, чего не наблюдается у материнского сорта, грозди рыхлые, ягоды белые, овальные, очень крупные, чего не встречается ни у одного из родителей.

Гибрид 2/13/17 — был получен в 1951 году путем скрещивания материнского сорта Реджина виилор с отцовским сортом Мускат гамбургский; оба сорта с плодоносной пыльцой. Посаженный в грунт в 1952 году, начал плодоношение в 1955 году, через три года после посадки. Гибрид имеет нормальные цветки, черные ягоды средней величины, почти овальной формы, крепкие, с ароматным очень приятным вкусом; созревает в конце сентября. В 1955 году степень концентрации сахара, в сусле равнялась 184 г/л. Гибрид был классифицирован как столовый сорт.

Новые признаки: цвет черный, в отличие от материнского сорта Реджина виилор, ягоды овальные, отличающиеся от ягод отцовского сорта Мускат гамбургский.

Гибрид 2/10/1 — был получен в 1951 году путем скрещивания функционального женского сорта Крымпошие [15], [17], [18] со смесью плодоносной пыльцы сортов Перла де Саба, Реджина виилор и Бэшиката. Посаженный в грунт в 1952 году, начал плодоносить в 1954 году. Гибрид имеет нормальные цветки, ягоды белые, типа Крымпошие, крупные, круглые и мясистые, очень приятного вкуса; сторона их, обращенная к солнцу, ржавого цвета. Сравнительно позднеспелый. В 1954 и 1955 годах концентрация сахара равнялась соответственно 156 и 130 г/л. Гибрид был классифицирован в качестве столового сорта.

Новые признаки: нормальные цветки и крупные ягоды, отличающиеся от цветков и ягод материнского сорта Крымпошие.

Гибрид 4/3/9 — был получен в 1951 году путем скрещивания самоплодного, очень позднеспелого сорта Бэшиката, в качестве материнского, со смесью пыльцы наиболее раннеспелых сортов Перла де Саба и Реджина виилор. Посаженный в грунт в 1952 году, начал плодоносить в 1955 году. Гибрид имеет нормальные цветки, гроздья средней величины с белыми, почти круглыми, мясистыми ягодами с тонким ароматом, очень раннеспелыми, которые не повреждаются осами. В 1955 году концентрация сахара равнялась 162 г/л. Гибрид был классифицирован в качестве столового сорта.

Новые признаки: очень раннее созревание и ароматный вкус, не наблюдающиеся у сорта Бэшиката, и мясистая мякоть, не повреждаемая осами, отличающаяся от мякоти отцовского сорта Перла де Саба.

Группа II. Винные гибриды

Серия 1949 — 1952 годов

Гибрид 7/10/11 — получен в 1949 году путем отбора из семян самоплодного сорта Алиготэ. Посаженный в грунт в 1950 году, начал плодоношение в 1954, то есть через четыре года после посадки. Гибрид имеет нормальные цветки, плотные грозди, с белыми мелкими ягодами ароматного вкуса; созревает в конце сентября. В 1954 и 1955 годах концентрация сахара равнялась соответственно 206 и 194 г/л. Гибрид был признан годным для приготовления столовых вин широкого потребления.

Новые признаки: ароматный вкус винограда.

Гибрид 8/14/5 — был получен в 1950 году путем искусственного скрещивания между самоплодным десертным сортом Мускат гамбургский и самоплодным винным сортом Пино черный, с очень богатым содержанием сахара. Гибрид был посажен в грунт в 1951 году и начал плодоносить в 1954 году, через три года после посадки. Он имеет нормальные цветки, черные ягоды средней величины, с мускатным ароматом, очень приятного вкуса; созревание сравнительно раннее; высокое содержание сахара. Концентрация сахара в сусле доходила в 1954 и 1955 годах соответственно до 294 и 285 г/л, сравнявшись с сортами, имеющими самый высокий спиртовой потенциал. Гибрид был классифицирован как весьма годный для получения отсутствующих на рынке мускатных красных вин; он может быть также использован и как столовый сорт.

Новые признаки: высокая концентрация сахара в винограде, не наблюдающаяся у Муската гамбургского, и ароматный вкус, отсутствующий у сорта Пино черный.

Гибрид 6/5/7 — получен в 1950 году путем отбора из семян функционально женского подвойного сорта Лабруска Б. Посаженный в грунт в 1950 году, начал плодоношение в 1951 году. Гибрид имеет нормальные цветки, ягоды ниже средней величины, черные, с интенсивно окрашенным соком, без «лисьего» вкуса. Сравнительно раннеспелый и устойчивый к поражению мильдью. В 1954 и 1955 годах концентрация сахара равнялась соответственно 210 и 204 г/л, что указывает на высокий спиртовой потенциал. Гибрид был классифицирован для получения обыкновенных красных столовых вин, повышенной крепости.

Новые признаки: нормальные цветки, вкус обычный (не лисий), сок окрашенный, очень высокая устойчивость к мильдью.

Гибрид 2/2/1 — был получен в 1951 году путем скрещивания сорта Негру выртос, являющегося функционально женским биотипом [15], [17], [18], со смесью пыльцы промышленного сорта Бэтутэ нягрэ и высококачественных сортов Каберне-Совиньон и Пино гри. Посаженный в грунт в 1952 году, начал плодоносить в 1954 году. Имеет нормальные цветки, черные, средней величины ягоды, с мясистой мякотью и окрашенным соком, мало сочные; позднеспелый, с пониженным вслед-

ствие этого потенциалом накопления сахаров до уборки, которая в Бухарестской области производится раньше, чем в винодельческих районах. В 1954 и 1955 годах концентрация сахара равнялась соответственно 150 и 154 г/л. Гибрид был классифицирован для получения красных вин.

Новые признаки: нормальные цветки и окрашенный сок.

Гибрид 2/2/23 — получен в 1951 году путем скрещивания сорта Негру выртос, являющегося функционально женским биотипом [15], [17] [18], с той же смесью пыльцы, как и у гибрида *2/2/1*. Посаженный в грунт в 1952 году, он начал плодоносить в 1955 году, через три года после посадки. Имеет нормальные цветки, черные мелкие ягоды продолговатой формы и приятного вкуса; сравнительно раннеспелый. Накопляет значительные количества сахара, причем в 1951 году их концентрация равнялась 220 г/л. Гибрид был классифицирован для получения высококачественных вин.

Новые признаки: нормальные цветки и высокое содержание сахара, не встречающееся у материнского сорта Негру выртос; продолговатая форма ягод, отличающаяся от формы ягод отцовских сортов.

Гибрид 2/5/26 — был получен в 1951 году путем скрещивания высококачественного, но слабо урожайного советского сорта Саперави со смесью пыльцы румынских промышленных сортов Негру моале и Бэтутэ нягрэ. Посаженный в грунт в 1952 году, начал плодоношение в 1954 году. Гибрид имеет функционально женские цветки, черные ягоды ниже средней величины, с окрашенным соком; созревает в начале октября. В 1954 и 1955 годах концентрация сахара достигала соответственно 198 и 218 г/л. Гибрид был классифицирован для получения высококачественных вин.

Новые признаки: функционально женские цветки и окрашенный сок, что отличает его от родительских сортов.

Гибрид 2/9/7 — получен в 1951 году путем скрещивания гибрида (прямого производителя) Сейбель 6339 со смесью пыльцы столовых сортов Перла де Саба и Реджина виилор. Посаженный в грунт в 1952 году, начал плодоносить в 1955 году, то есть через три года после посадки. Гибрид имеет нормальные цветы, выше средней величины ягоды, с мускатным вкусом; созревает в конце сентября. В 1955 году концентрация сахара доходила до 192 г/л. Гибрид классифицирован для получения обыкновенных столовых мускатных вин.

Новые признаки: мускатный вкус, не наблюдающийся у сорта Сейбель 6339.

Гибрид 2/11/14 — был получен в 1951 году путем скрещивания самостерильного сорта Коада вулпий [15], [17], [18], в качестве материнского, с сортом Мускат Фронтиньян красный (Бусуйоакэ розэ де Молдова) с плодоносной пыльцой, в качестве отцовского. Посаженный в грунт в 1952 году, начал плодоношение в 1954 году, через два года после посадки. Гибрид имеет нормальные цветки, черные, с приятным вкусом ягоды, с окрашенным соком; созревает в конце сентября. В 1954 и 1955 годах концентрация сахара равнялась соответственно 168 и 170 г/л. Гибрид классифицирован для получения обыкновенных красных столовых вин.

Новые признаки: черные ягоды с окрашенным соком.

Гибрид 9/16/43 — получен в 1952 году путем отбора из семян гибрида белого прямого производителя Сейбель 6720. Посаженный в грунт в 1953 году, начал плодоношение в 1955 году, через два года после посадки. Гибрид имеет нормальные цветки, черные ягоды, плотно собранные в гроздья, с приятным не «лисьим» вкусом и с неокрашенным соком; созревает в конце сентября. Устойчив к поражению мильдью. Гибрид классифицирован для получения обыкновенных красных и белых столовых вин.

Новые признаки: черный цвет и не «лисий» вкус ягод.

Группа III. Подвойные гибриды

Серия 1953 года

Гибрид 9/3/10 — был получен в 1953 году путем скрещивания столового румынского сорта Тигвоаса, с функционально женскими цветками [15], [17], [18], с сортом Берляндьери × Рипария Телеки 8 Б. Посаженный в грунт в 1954 году, дал первый урожай черенков в 1955 году, на второй год после посадки. Гибрид обладает очень мощным ростом; на второй год удалось собрать свыше 18 м лозы, из которой было получено 38 черенков, толщиной в 8/12 мм, длиной в 40 $\pm$ 2 см и общим весом в 1,200 кг. Гибрид был классифицирован годным для подвоя.

Новые признаки: междулистья в 16 — 20 см длины, не наблюдающиеся у материнского сорта; очень высокая устойчивость к поражению мильдью и к морозу.

ВЫВОДЫ

1. Полученные за период времени с 1948 по 1953 год, путем отбора или искусственного скрещивания, гибриды обнаружили множество особо важных как в практическом, так и в теоретическом отношении новых признаков и свойств (например, цвет ягод и сока, величина ягод, особый вкус и пр.).

2. Гибриды, полученные из самостерильных функционально женских сортов, получили, как следствие естественного или искусственного скрещивания, структуру и нормальную функцию цветков, превратившись в самоплодные. В одном из случаев два самоплодных сорта путем скрещивания дали гибрид с функционально женскими цветками.

3. Гибридные растения комплексно и разнообразно наследовали признаки родительских сортов и редко бывали сходны только с одним из них.

Из описанного материала лишь в двух случаях гибриды явно проявляли признаки отцовского сорта.

4. Стадийное развитие, считая от прорастания семени и до плодоношения, продолжалось у описанных гибридов в течение 2 — 3 и 4 лет; гибриды, полученные из одинаковых комбинаций, начинали плодоносить в различные сроки.

5. Гибриды, полученные путем скрещивания столовых сортов, имели обычно свойства также столовых сортов; полученные же от скрещивания винных сортов, имели также свойства винных сортов.

В тех случаях, когда один из родителей был столовым сортом, а другой винным или же, когда один из них был плодоносящим сортом, а другой подвойным — свойства гибридов получались разные.

6. Вновь полученные гибриды, благодаря приобретенным ценным признакам и свойствам, отличающимся от признаков и свойств родителей, от которых они произошли, могут стать новыми сортами и оказаться ценным материалом для обогащения сортимента сортов винограда в РНР.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ambrozie jr., *Berlandieri × Riparia şi însemnătatea lor pentru viticultura Rominiei*, Bucureşti, 1929.
2. Bălţatu gh., *Soiuri noi de viţă de vie rezistente la filoxeră*, Grădina, via şi livada, 1955, *4*.
3. Бурбанк Л., *Избранные произведения*, Издательство иностранной литературы, Москва, 1955.
4. Constantinescu Gh., *Studiul comparativ al varietăţilor de viţă „Braghina" şi „Negru vîrtos"*, Bucureşti, 1940.
5. Constantinescu Gh., Trandafir A., *Hibrizii noi proveniţi din soiurile „Coarnă neagră" şi „Bican"*, в *Lucrările Sesiunii ştiinţifice din 1—6 februarie 1955 ale Institutului agronomic „N. Bălcescu"*, Ed. agro-silvică de stat, Bucureşti, 1955.
6. Constantinescu Gh., *Viticultura în R.P.R. pe calea arătată de I. V. Miciurin*, Grădina via şi livada, 1955, *10*.
7. — *Raionarea, mijloc de refacere şi dezvoltare socialistă a viticulturii*, Grădina, via şi livada, 1954, *2*.
8. Constantinescu Gh., Văleanu L., Poenaru I., *Portaltoii folosiţi în viticultura din R. P. R. şi influenţa lor asupra prinderii la altoire, producţiei şi longevităţii plantaţiilor*, Bul. ştiinţ. Acad. R.P.R., Secţia de biologie şi ştiinţe agricole, 1956, **8**, *2*, 329.
9. Костюк Н. А., *Применение корневых менторов в селекции винограда*, Сад и огород, 1955, *2*.
10. Lîsenco T. D., *Agrobiologia*, Ed. de stat, Bucureşti, 1948.
11. — *Elemente noi în ştiinţa despre specia biologică*, Anal. Inst. rom. sov., Seria biologie, 1951, *7*.
12. Мичурин И. В., *Сочинения*, Огиз, Москва, т. I и IV, 1948.
13. Poenaru Ilie, *Hibrizi noi de viţă de vie*, Analele I. C. A. R., 1952—1953, vol. XXII.
14. — *Rezultatele obţinute de staţiunile viticole Odobeşti şi Murfatlar în crearea soiurilor noi de viţă de vie*, Grădina, via şi livada, 1955, *10*.
15. Teodorescu C. I., *Observaţiuni privitoare la varietăţile romîneşti de viţă în legătură cu predispoziţia la meiere a strugurilor*, Bul. Agriculturii, 1929, **6**, *11—12*.

16. TEODORESCU C. I., *Cele mai recomandabile specii și varietăți de viță pentru Romînia*, București, 1930.
17. TEODORESCU C. I., CONSTANTINESCU GH., *L'étude des fleurs et du pollen chez les principales variétés roumaines de vigne*, București, 1939.
18. — *Soiurile de viță roditoare cu polen steril întîlnite în podgoriile romînești*, București, 1941.
19. TEODORESCU C. I., CONSTANTINESCU GH., NEGREANU ELENA., DOUCET V., *Studiul analitic al strugurilor din colecția Facultății de agronomie București*, Analele Facultății de agronomie, 1942, vol. II.
20. *** *Podgoria Drăgășani*, București, 1944.
21. *** *Podgoria Alba-Iulia*, București, 1946.

Доложено на заседании 6 июля 1956 г.

RECHERCHES CONCERNANT LE PORC MONODACTYLE DE ROUMANIE

par

V. GHEȚIE

MEMBRE CORRESPONDANT DE L'ACADÉMIE DE LA R.P.R.

et

M. DINU

L'élevage du porc est particulièrement important pour l'approvisionnement du marché des produits alimentaires et pour la fourniture de matières premières nécessaires à l'industrie alimentaire.

Pour que ce secteur de l'élevage puisse fournir le meilleur rendement à l'économie nationale, il faut effectuer le plus grand nombre possible de recherches se rapportant à l'étude anatomo-physiologique de cette espèce et aux possibilités d'accroître sa productivité.

L'étude du porc monodactyle de Roumanie est, également, un problème théorique et pratique digne d'être étudié, dont la solution contribuera à préciser l'origine et l'évolution de l'espèce porcine.

Des études et des recherches scientifiques concernant l'anatomie et les caractéristiques du porc monodactyle ont déjà été faites dans les différents pays où cet animal a été identifié.

En Roumanie, où le porc monodactyle est élevé depuis très longtemps, aucune étude systématique n'avait été effectuée jusqu'à présent à son sujet, étude d'une réelle utilité pour l'augmentation de nos connaissances relatives à l'origine des porcs.

Les exemplaires monodactyles — considérés, d'une part, comme une curiosité et comme une exception aux particularités de l'espèce porcine et se voyant attribuer, d'autre part, certaines qualités productives différentes de celles des porcs communs — ont attiré l'attention des écrivains et des spécialistes depuis les temps les plus reculés.

Aristote mentionne les porcs solipèdes dans son *De Historia animalium*, et qualifie l'existence de ces porcs d'exception naturelle. Pline

l'Ancien dit dans son *Historia naturalis* que dans ses voyages à travers l'Europe il a vu dans certaines régions des porcs à sabot non fendu, mais en nombre assez restreint.

Démètre Cantemir, grand érudit et prince de Moldavie, raconte dans sa *Descriptio Moldaviae* parue en 1710, qu'en Moldavie et en Ukraine se trouvaient des exemplaires semblables et il écrit :

« Dans la région d'Orhei, dans le village de Tohatin, entre les rivières de Răut et d'Ichil, les porcs n'ont pas le sabot fendu, mais entier et presque semblable à celui du cheval. Les truies amenées ici d'ailleurs mettent bas, après la troisième année, des porcelets à sabot entier. Ceci arrive non seulement aux porcs élevés près de la maison, mais également à ceux qui habitent la forêt et qui se trouvent en grand nombre dans les taillis proches du Dniester ».

En 1863, le Dr. Struther dans le « New Philosophic Journal », et Blainville à la page 128 de son *Ostéographie*, ont décrit en détail les porcs monodactyles et, se rapportant à la conformation de leurs membres, ils ont montré que les phalanges des deux doigts ne sont représentées que par une phalange unique, grande et compacte, et que les phalanges médianes sont représentées par un os dont l'extrémité inférieure est petite, tandis que l'extrémité supérieure a deux articulations distinctes.

Jenö Roditzky examina, en 1865—1870, les porcs monodactyles qu'il trouva dans différentes régions de Hongrie (Homokon, Szolnok, Pirn-Szabalcs, Nyiregyhaza), et il établit que ceux-ci sont sensibles à la fièvre aphteuse, n'ont pas une capacité d'engraissement supérieure à celle du porc polydactyle et ne supportent pas mieux la marche, comme l'affirment certains spécialistes.

La bibliographie mentionne que pendant la seconde moitié du XIX^{e} siècle, on avait constaté à la ferme d'engraissement de Kobonya, où l'on amenait des porcs de Roumanie, la présence d'animaux à sabot entier.

Dans son ouvrage intitulé *Tierleben*, paru en 1875, M. E. Brehm, se référant aux vices de conformation des porcs, écrivait : « Chez aucun autre animal, les vices de conformation ne sont aussi fréquents que chez les porcs. Ainsi, on trouve des animaux à un ou à cinq sabots, et ce caractère est souvent héréditaire. Dans le premier cas, deux sabots se sont soudés en un seul, et dans le second, un doigt rudimentaire est apparu entre les deux doigts antérieurs ».

« Les porcs monodactyles se trouvaient en Illyrie au temps des Grecs et des Romains ; aujourd'hui on les trouve en Pologne et en Moldavie ».

Vers 1890, des nouvelles parvenues d'Amérique — et publiées par des revues techniques hongroises et allemandes — au sujet de l'existence dans différents Etats d'Amérique de porcs à sabot entier ont provoqué une grande sensation.

Ces nouvelles ont suscité un grand intérêt, la fièvre aphteuse faisant à cette époque de grands ravages parmi les animaux à sabot fendu, et les éleveurs cherchaient assidûment des porcs monodactyles auxquels on attribuait une plus grande résistance à la fièvre aphteuse et à d'autres maladies, un rendement supérieur compté par rapport à la nourriture

ingérée, et une meilleure résistance à la marche quand il s'agissait de parcourir les longues distances qui les séparaient des pâturages ou de supporter le transport jusqu'aux marchés.

Les données dont nous disposons nous montrent que dans ce temps-là les porcs monodactyles étaient assez répandus dans la R.S.S. Moldave et dans la région de Kiev, d'où ils étaient achetés à des prix élevés par des éleveurs de différents pays, qui cherchaient à sélectionner les porcs monodactyles et à créer de nombreux centres d'élevage de cette espèce de porcs, supposés plus résistants aux différentes maladies.

Les Russes préféraient eux aussi le porc monodactyle, le considérant plus apte aux marches sur des distances assez longues, et plus résistant aux maladies, particulièrement à la fièvre aphteuse.

Les qualités du porc monodactyle ayant été largement vulgarisées, ces animaux avaient atteint un prix élevé vers la fin du XIX^{e} siècle et le début du XX^{e}. Les éleveurs d'Europe cherchaient à en acheter dans les différents pays européens où ils avaient été identifiés, ou bien à les importer d'Amérique où, ainsi que le montre la revue « Köstelek », ces porcs étaient préférés et où ils se multipliaient dans des élevages qui tenaient des registres généalogiques spéciaux.

Vers 1910, il existait à Hambourg une ménagerie célèbre, celle d'Hagenbeck, qui procurait également des porcs à sabot entier et satisfaisait aux demandes, toujours croissantes, des éleveurs européens.

Durant cette période d'engouement pour le porc monodactyle, des études et des recherches furent effectuées dans différents pays afin d'élucider la question de leurs qualités productives et de leur résistance aux maladies.

Félix Hœsch, le spécialiste allemand de l'élevage des porcs, montre dans ses ouvrages que les porcs monodactyles constituent une race à part, qui s'est formée parce que les animaux — obligés de pâturer, de marcher et de vivre dans des régions soumises à la sécheresse, où le terrain est très dur — n'ont plus eu besoin d'un sabot fendu et sont devenus des animaux monodactyles. Il soutient que les porcs à sabot fendu, de tous pays, ont acquis cette caractéristique en vivant surtout dans des régions humides et marécageuses où le sabot fendu est un moyen de défense contre l'enfoncement dans les terrains boueux.

Le spécialiste hongrois Jenö Roditzky, effectuant des recherches sur ce porc, établit que la monodactylie est une anomalie, tout comme le cas des doigts supplémentaires, anomalie qu'il nomme « variations spontanées ».

Ces variations n'ont pas un caractère de race, et ne caractérisent pas une race à part, mais elles peuvent apparaître chez toute race de porcs.

Un ingénieur allemand, R. Klaus, qui étudia à la fin du XIX^{e} siècle le porc monodactyle de la région de Kiev et celui de Moldavie, parvint à la conclusion que ce porc provenait de la race polonaise primitive, et résultait de la sélection à laquelle celle-ci avait été soumise, dans ce but, bien des années auparavant.

En 1914, le professeur Agaston Zimmerman de l'Institut d'anatomie de l'Ecole supérieure de médecine vétérinaire de Budapest, étudiant les

membres de porcs monodactyles, établit que la partie terminale des deux doigts du milieu est enfermée dans une gaine cornée.

Cette gaine cornée du sabot ressemble au sabot des solipèdes, plus particulièrement à celui du mulet.

Dans l'unique gaine cornée et au-dessus d'elle, les rayons osseux des deux doigts principaux se séparent les uns des autres ; seule la phalange III est concrescente (plus fortement aux membres antérieurs et moins aux membres postérieurs).

La concrescence se remarque à peine sur le sabot, qui présente sur la paroi extérieure un étroit sillon.

Les vaisseaux sanguins, les muscles, les tendons et les nerfs ne montrent aucune différence par rapport à ceux du porc à sabot fendu. A. Zimmerman arrive à la conclusion qu'il ne s'agit pas d'une concrescence des doigts, mais d'une anomalie qui se transmet héréditairement.

Toutes les études faites jusqu'à présent dans différents pays ainsi que les recherches effectuées en Roumanie au sujet du porc monodactyle ont montré que la propriété d'avoir un sabot entier se transmet héréditairement.

Schmidt et Klisch soutiennent dans leur *Schweinezucht*, publiée en 1942, que l'accouplement des porcs monodactyles avec des porcs normaux produira toujours des porcs monodactyles.

Les recherches scientifiques et les constatations pratiques, faites dans différents pays au cours des dernières dizaines d'années, ont montré que le porc monodactyle n'est pas plus résistant aux maladies et intempéries que le porc à sabot fendu et qu'il ne supporte pas mieux les longues marches.

Les résultats obtenus dans le domaine de l'amélioration des races porcines en ce qui concerne la production ainsi que la mise au point de mesures préventives et curatives contre la fièvre aphteuse et autres maladies ont provoqué l'interruption des recherches concernant le porc monodactyle.

Par suite de la diminution de l'intérêt pour le porc monodactyle, le nombre en a baissé et, à présent, on ne trouve dans différents pays que de rares spécimens qui persistent surtout dans quelques fermes.

En Roumanie, les professeurs Filip, Freitag, Vasilescu, Augustin, etc. ont effectué des recherches au sujet de la productivité et de la résistance aux maladies des porcs monodactyles, sans aboutir à des conclusions définitives et sans mise au point systématique.

RECHERCHES PERSONNELLES

Ces dernières années, nous avons également trouvé des porcs monodactyles dans certaines fermes familiales de la région de Bucarest, où les habitants les apprécient parce qu'ils supposent qu'ils donnent des produits de bonne qualité et qu'ils fournissent un rendement supérieur compté par rapport à la nourriture ingérée.

Etant donné qu'en Roumanie on manquait d'études et de recherches scientifiques complètes concernant le porc monodactyle, et tenant compte

du fait que de nouvelles recherches systématiques et complètes au sujet de celui-ci pourraient contribuer à élucider certains problèmes rattachés à la connaissance de l'origine de la race porcine et de l'histoire de l'élevage des porcs dans ce pays, nous avons estimé qu'il était nécessaire d'effectuer certaines études relatives à l'existence et aux caractéristiques morphologiques du porc monodactyle de Roumanie.

Nos recherches ont montré que le porc monodactyle se trouve, en nombre très restreint (quelques dizaines d'exemplaires), dans l'arrondissement de Videle (région de Bucarest), à Babele, Coşoaia, Toporu, Cartojani et Purani, dans des fermes familiales appartenant à des paysans de ces villages.

On l'y trouve sous la forme de métis provenant du croisement entre le porc local et les races améliorées : le Grand Blanc, le Blanc Moyen, Berk et Mangalitza.

En ce qui concerne les longues marches, les porcs monodactyles se déplacent plus difficilement que les porcs à sabot fendu et leur démarche est plus lourde à cause de la réduction du polygone de sustentation, de la position du boulet, ainsi que des caractéristiques anatomiques des articulations.

Pour ce qui a trait aux caractéristiques morphologiques, nous avons jugé qu'il était necessaire d'effectuer des études systématiques et détaillées pour établir, en premier lieu, si le porc monodactyle de Roumanie ressemble au porc monodactyle d'autres pays, et si ce porc présente au point de vue morphologique des différences marquées et utiles par rapport aux porcs à sabot fendu, différences qui pourraient être utiles aux zootechniciens pour améliorer la race porcine de Roumanie. Les recherches morphologiques effectuées par nous à la Faculté de médecine vétérinaire de Bucarest (laboratoire d'Anatomie comparée) ont conduit aux résultats suivants :

Les doigts II et V sont anatomiquement identiques à ceux des porcs bidactyles communs. Considérés au point de vue de l'ostéologie, on constate que ces doigts sont normalement développés, et les détails de leur forme permettent une bonne identification. Leurs articulations sont bien conformées, et les tendons, les vaisseaux et les nerfs sont identiques à ceux du porc bidactyle.

Les doigts III et IV sont abrités par une gaine cornée unique (onglon), et à cause de cela le porc monodactyle s'appuie sur le sol sur un seul doigt. Chez l'animal vivant, la limite entre les doigts III et IV n'est visible qu'au niveau de la première phalange, où il existe un sillon plus prononcé, sillon plus visible sur le membre pelvien que sur le membre thoracique (fig. 1 et 2).

Comme suite à cette particularité, les angles des articulations métacarpo-phalangienne et de la première interphalangienne sont moins prononcés, quel que soit l'état d'engraissement de l'animal, que chez le porc bidactyle, chez lequel les ouvertures des angles des articulations varient selon l'état d'engraissement, étant pour ainsi dire inexistantes chez le porc maigre et très prononcées chez le porc gras.

La démarche des animaux solipèdes est lourde ; leurs foulées sont courtes et donnent l'impression qu'ils marchent sur le bout des doigts.

Les modifications importantes qui ont donné naissance à la monodactylie se trouvent aux doigts III et IV, dans la région qui a comme base osseuse la seconde et la troisième phalange. A la première phalange des mêmes doigts on ne trouve des modifications qu'à l'extrémité distale, où

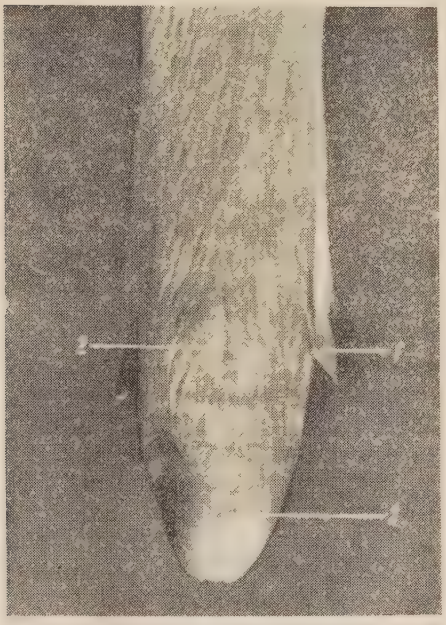


Fig. 1. — Extrémité distale du membre thoracique.

1 — doigt rudimentaire ; *2* — sillon interphalangien ; *3* — doigt principal.

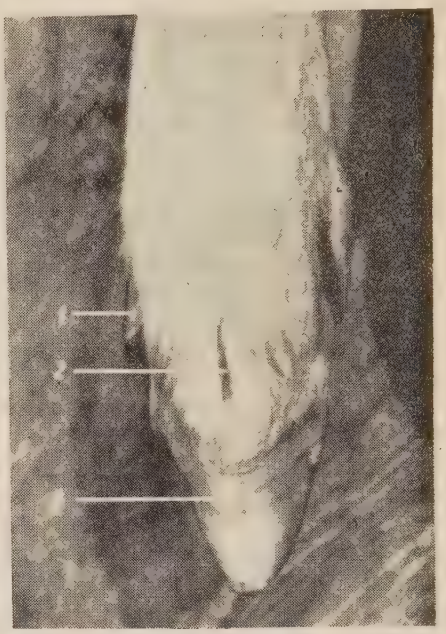


Fig. 2. — Extrémité distale du membre pelvien.

1 — doigt rudimentaire ; *2* — sillon interphalangien ; *3* — doigt principal.

le condyle médian se prolonge sur la face dorsale de cet os, la modification étant plus prononcée au membre pelvien qu'au membre thoracique (fig. 3 et 4).

Au point de vue de la conformation extérieure et de l'aspect des surfaces articulaires, on constate également des modifications essentielles à la deuxième et à la troisième phalange, ainsi qu'aux petits sésamoïdes du troisième et du quatrième doigt de tous les membres. Ces modifications sont caractérisées par :

— la soudure en un seul corps de la deuxième et de la troisième phalange ;

— la déformation des surfaces articulaires de l'extrémité distale de la seconde phalange, celle de l'extrémité articulaire de la troisième phalange (la surface articulaire proximale de la seconde phalange est moins déformée), et celle des surfaces articulaires des petits sésamoïdes du membre pelvien ;

— la multiplication des petits sésamoïdes du membre pelvien (fig. 4).

Seconde phalange. Sous le rapport de la longueur, cette phalange des doigts III et IV ne présente pas des caractéristiques spéciales, mais on constate l'absence, assez visible, de strangulation chez les porcs bidactyles.

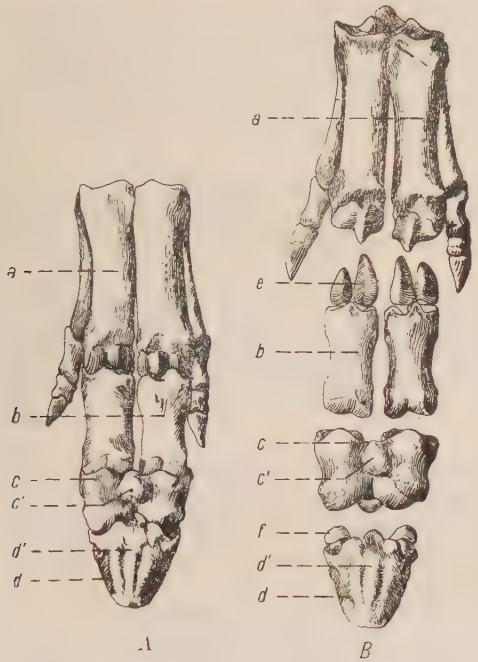


Fig. 3. — Extrémité distale osseuse du membre pelvien (vue de la face dorsale). *A* — rapport intime des os ; *B* — os espacés.

a — os métatarsiens ; *b* — phalanges I ; *c* — phalanges II soudées ; *c'* — os intermédiaire ; *d* — phalanges III soudées ; *d'* — os intermédiaire ; *e* — grands sésamoïdes ; *f* — petits sésamoïdes.

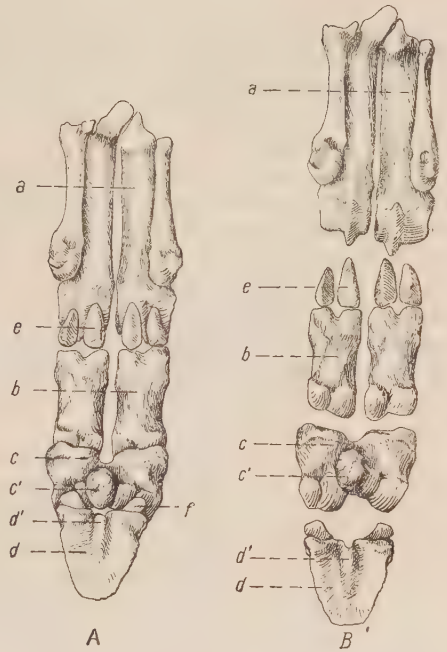


Fig. 4. — Extrémité distale du membre pelvien (vue de la face plantaire). *A* — rapport intime des os ; *B* — os espacés.

a — os métatarsiens ; *b* — phalanges I ; *c* — phalanges II soudées ; *c'* — os intermédiaire ; *d* — phalanges III soudées ; *d'* — os intermédiaire ; *e* — grands sésamoïdes ; *f* — petits sésamoïdes.

Les phalanges II des doigts III et IV ont des directions qui convergent vers la ligne médiane, de sorte qu'elles se soudent en donnant naissance à un corps unique. Comme suite à la direction des secondes phalanges qui convergent vers la ligne médiane, leurs extrémités proximales sont séparées, et elles ont des caractéristiques ressemblant aux surfaces glénoïdes du porc bidactyle, avec de légères modifications des surfaces glénoïdes médianes qui sont plus allongées dans le sens cranio-caudal, et sont modelées d'après le condyle médian des extrémités distales des phalanges.

A cause de la direction convergente des phalanges et de l'ossification des deux phalanges II, et comme suite à la pression exagérée existant entre

elles, une partie des condyles médians se sont déplacés, tant au point de vue dorsal que palmaire, ressortant à la surface des phalanges et ayant l'aspect de proéminences osseuses pourvues d'une surface articulaire destinée à la partie correspondant à la troisième phalange, pendant que le reste des condyles médians se sont transformés en une surface articulaire dont la convexité est orientée dans le sens transversal (fig. 5).

Le déplacement des condyles — qui sont transférés des surfaces articulaires distales des phalanges sur les faces dorsales et palmaires — et la présence de petits sillons qui les séparent du corps des phalanges, permettent l'individualisation de ces formations que nous décrirons sous le nom d'os intermédiaire (en tenant compte de sa position par rapport aux deux phalanges) (fig. 6).

Troisième phalange. Les phalanges III des doigts III et IV sont soudées et forment un os unique. A l'endroit de la soudure la synostose est proéminente tant sur la face pariétale que sur la face articulaire des deux phalanges.

Les surfaces articulaires se remarquent par des cavités glénoïdes concentriques plus allongées dans le sens dorso-ventral et plus réduites dans le sens transversal par rapport aux surfaces glénoïdes latérales, disposition inverse de celle qu'on trouve chez le porc bidactyle. En outre, les surfaces glénoïdes latérales sont plus excavées et bien plus déviées dans le sens latéral.

Petits sésamoïdes. Les petits sésamoïdes du membre thoracique sont plus réduits et leur situation topographique ressemble à celle des petits sésamoïdes du porc bidactyle, avec la différence que l'espace resté libre entre les deux petits sésamoïdes est complété par l'extrémité caudale articulaire de la synostose interphalangienne.

Les petits sésamoïdes du membre pelvien sont au nombre de trois, caractère qui, s'ajoutant à la présence de l'os intermédiaire et à celle du tendon spécial affecté au troisième sésamoïde, plaide en faveur de l'hypothèse qu'il s'agit dans ce cas de la réunion de trois doigts par les phalanges III, soudées en une pièce unique (fig. 7).

Arthrologie. Les articulations du membre thoracique ainsi que celles du membre pelvien sont normales, à l'exception de la seconde articulation interphalangienne qui, par suite de la soudure des phalanges II et III, est modifiée de façon à ce que les ligaments volaires médians, séparés chez le porc bidactyle, sont réunis proximalement par un tractus fibreux chez le porc monodactyle, et ils se tissent distalement avec les fibres provenant du coussinet palmaire ou plantaire, qui est unique chez le porc monodactyle (fig. 8).

Myologie. Les muscles du porc monodactyle sont identiques à ceux du porc bidactyle, tant au membre thoracique qu'au membre pelvien, à l'exception de certains tendons qui présentent les modifications indiquées ci-dessous.

Le muscle *extensor digitalis communis* du membre thoracique montre, comme chez le porc bidactyle, le tendon bifurqué aux deux phalanges, avec la différence que chez le porc monodactyle le tendon s'insère dans les deux éminences pyramidales de l'unique troisième phalange. De plus, un tendon

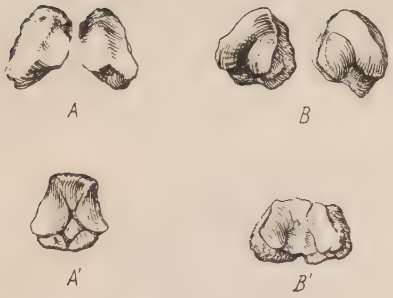


Fig. 5. — Cavités glénoïdes des phalanges III et condyles de l'extrémité distale des phalanges II. *A* — cavités glénoïdes des phalanges III chez le porc bidactyle ; *A'* — cavités glénoïdes des phalanges III chez le porc monodactyle ; *B* — condyles de l'extrémité distale des phalanges II chez le porc bidactyle ; *B'* — condyles de l'extrémité distale des phalanges II soudées, chez le porc monodactyle.

Fig. 6. — Phalanges distales du doigt principal du membre pelvien. *a* — phalanges II soudées ; *1* — cavités glénoïdes ; *2* — os interphalangien ; *b* — extrémité proximale des phalanges II soudées ; *1* — cavités glénoïdes, *2* — os interphalangien ; *b'* — extrémité distale des phalanges II soudées ; *1* — condyles phalangiens ; *2* — os interphalangien.

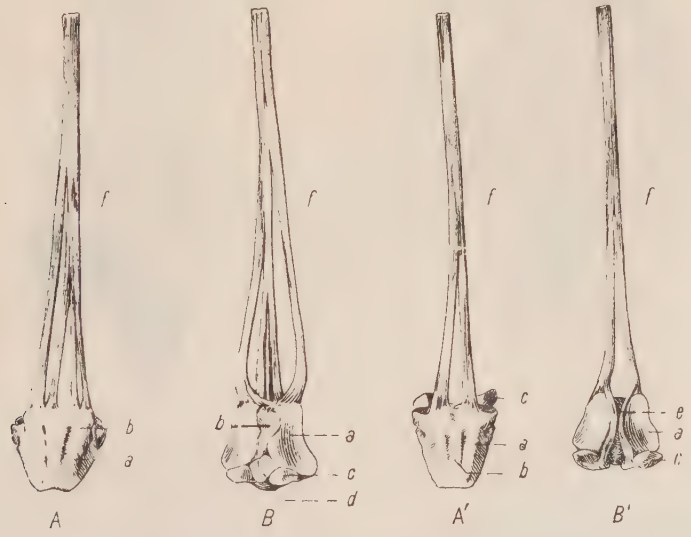


Fig. 7. — Phalanges III et petits sésamoïdes du membre thoracique et pelvien. *A* — face dorsale des phalanges III soudées appartenant au membre thoracique ; *B* — face articulaire ; *A'* — face dorsale des phalanges III soudées appartenant au membre pelvien ; *B'* — face articulaire.

a — phalanges III soudées ; *b* — os intermédiaire ; *c* — petits sésamoïdes latéraux ; *d* — petit sésamoïde intermédiaire ; *e* — brides phalango-sésamoïdiennes ; *f* — tendon du muscle *extensor digitalis communis*.

intermédiaire se détache également et se dédouble pour se fixer sur la troisième phalange, dans l'interstice de la bifurcation du tendon précédent, sur l'os intermédiaire (fig. 9).

Les autres tendons sont identiques à ceux du porc bidactyle. Les muscles du membre pelvien sont identiques à ceux du porc bidactyle, avec la différence que le tendon du muscle *extensor pedis longus* se prolonge, après les insertions dans les éminences pyramidales, sous la forme de brides tendineuses,parmi les surfaces articulaires de la troisième phalange, pour s'insérer dans les petits sésamoïdes (fig. 10).

Vaisseaux et nerfs. Les vaisseaux sont les mêmes que ceux du porc bidactyle, avec la différence que, à hauteur de la face postérieure de la seconde phalange, au niveau de la tubérosité interphalangienne, l'artère médiane se bifurque

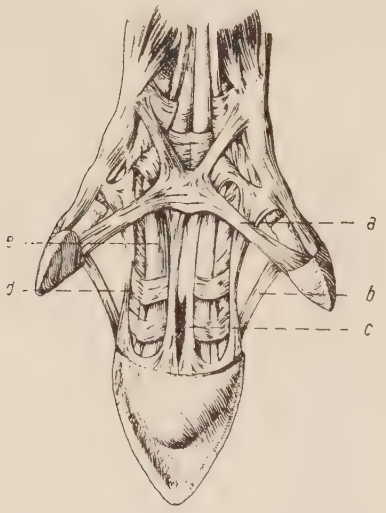


Fig. 8. — Formations passives de l'extrémité distale du membre, chez le porc monodactyle.

a — ligament croisé entre les doigts II et V ; *b* — ligament direct entre les doigts II et III ; *c* — ligament volaire médian ; *d* — ligament volaire latéral ; *e* — tendon des flexeurs.

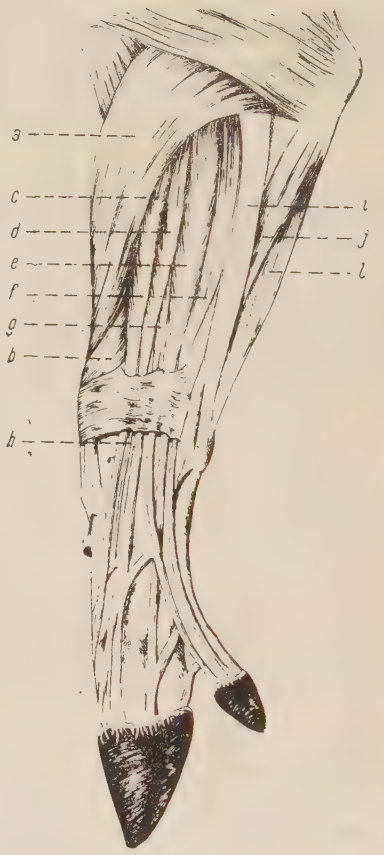


Fig. 9. — Muscles de l'avant-bras chez le porc monodactyle.

a — *musculus extensor carpi radialis* ; *b* — *m. abductor pollicis longus* ; *c* — *m. extensor digiti* III, II ; *d* — *m. extensor digitalis communis* ; *e* — *m. extensor digiti* IV ; *f* — *m. extensor digiti* V ; *g* — *m. extensor digiti* IV, V ; *h*—*tendo m. extensor indici proprius* ; *i* — *m. extensor carpi ulnaris* ; *j* — *caput ulnare* [*m. flexor digitalis profundis* ; *l* — *m. flexor digitalis profundis.*

brusquement en deux artères onguales volaires à lumen diminué, qui formeront le plexus artériel ongual (fig. 11).

Membrane kératogène. La membrane kératogène est semblable par sa disposition à celle des solipèdes, formant un fourreau unique qui recouvre les troisièmes phalanges soudées.

Les bourrelets périoplique et cutidural sont semblables à ceux de l'âne (fig. 12).

La corne du sabot a une épaisseur exagérée par rapport à celle du porc bidactyle (fig. 13).

La corne de l'onglon ressemble à celle de l'âne, le sabot — dimensions à part — se distinguant de celui de

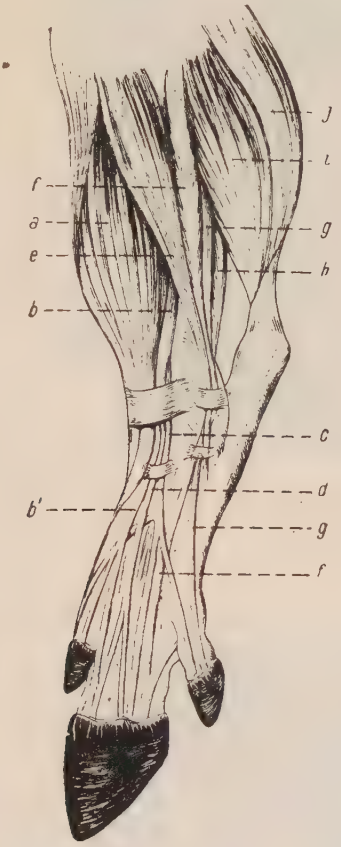


Fig. 10. — Muscles de la jambe chez le porc monodactyle.

a — m. fibularis tertius ; b — m. extensor digitalis pedis longus ; b' — tendo m. extensor digiti III, II ; *c — tendo m. extensor digiti* V, IV, III ; *d — tendo m. extensor pedis longus ; e — m. fibularis longus ; f — m. extensor digiti* IV *pedis proprius ; g — m. extensor digiti* V *pedis proprius ; h — m. flexor hallucis longus ; i — m. soleus ; j — m. gastrocnemius.*

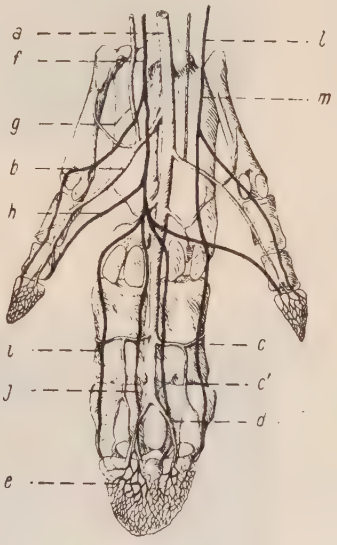


Fig. 11. — Vaisseaux et nerfs de l'extrémité distale du membre thoracique.

a — artera mediana ; b — artera digitalis communis II ; *c — arcus arterialis digitalis* III, IV ; *c' — ramus volaris descendens ; d — a. unguatis volaris ; e — plexus arterialis volaris ; f — nervus medianus ; g — artera ulnaris ; h — Nn. metacarpici vol. supf.* II ; *i — Nn. digitales vol. proprii lat. ; j — Nn. digitales vol. proprii med. ; l — ramus vol. n. ulnaris ; m — artera collateralis ulnaris.*

l'âne par le fait que la face solaire ne présente pas de fourchette cornée, mais une proéminence, convexe en tout sens, qui recouvre

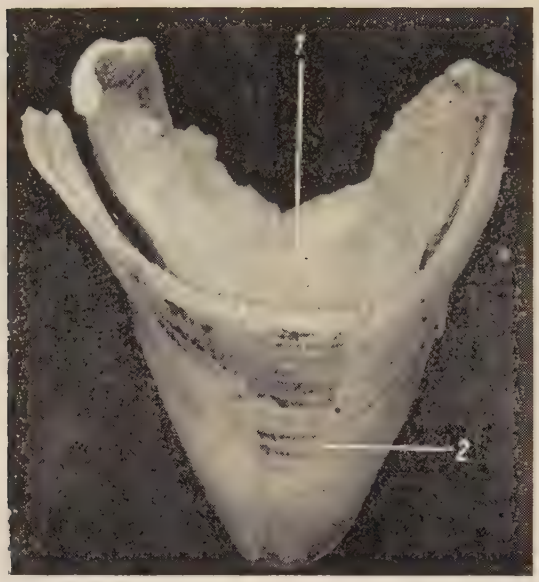


Fig. 12. — Onglon du membre pelvien.

1 — plante du pied ; *2* — paroi de l'onglon.

Fig. 13. — Face palmaire de l'onglon.

1 — paroi de la gaine cornée ; *2* — corne du coussinet plantaire ; *3* — corne de la plante du pied.

le coussinet palmaire, bien développée et proéminente chez le porc monodactyle (fig. 14).

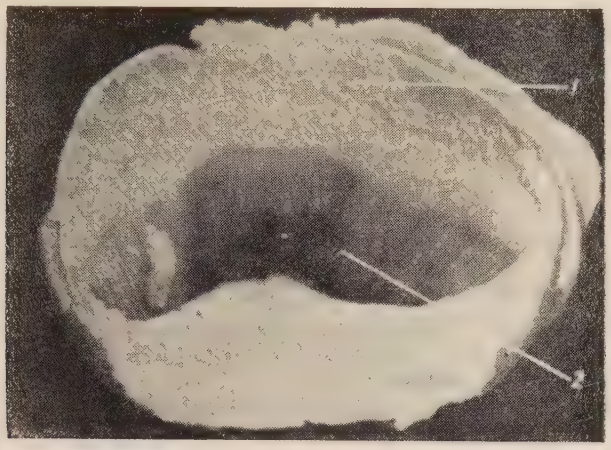


Fig. 14. — Cavité de l'onglon.

1 — sillon cutidural; *2* — tissu kéraphyleux.

CONCLUSIONS

Les recherches effectuées sur les lieux et la dissection des membres de porcs monodactyles ont abouti aux constatations suivantes :

Au point de vue anatomique, d'importantes modifications existent aux phalanges II et III des doigts III et IV :

Les phalanges III, tant celles du membre thoracique que celles du membre pelvien, sont soudées et présentent trois proéminences séparées par deux petits sillons, qui s'étendent également sur la face articulaire de la troisième phalange. Sur la troisième phalange soudée, on trouve aussi un petit sésamoïde intermédiaire qui, étant considéré comme un vestige de la troisième phalange, plaide pour l'hypothèse que la troisième phalange du porc monodactyle serait le résultat de la soudure de trois phalanges III appartenant à trois doigts différents.

Cette hypothèse est étayée par le fait qu'il existe pour cette phalange intermédiaire des tendons spéciaux issus du tendon du muscle *extensor digitalis communis*.

Les petits sillons de la face dorsale de la troisième phalange du membre pelvien existent et sont identiques à ceux du membre thoracique, avec la différence que l'os intermédiaire situé entre les deux phalanges ne présente pas de surface articulaire.

Entre les deux phalanges II s'intercale également un os par lequel se fait leur soudure.

La présence de ces formations aux extrémités des membres, conséquence de la concentration et du resserrement des éléments digitaux, nous autorise à les considérer comme des anomalies congénitales devenues héréditaires.

Aux points de vue économique et des recherches faites sur les lieux, on constate l'existence en Roumanie d'un nombre réduit de porcs monodactyles métis, se trouvant à différents stades d'amélioration par suite du croisement du porc local avec le Grand Blanc, avec la race Mangalitza et avec d'autres races. Nous ne les avons identifiés que dans l'arrondissement de Videle (région de Bucarest). Cette caractéristique est héréditaire et s'est conservée jusqu'à nos jours grâce à son caractère dominant.

Les porcs monodactyles se meuvent lourdement, par de courtes foulées, à cause de leur polygone de sustentation réduit et des angles formés par les articulations métacarpo-phalangiennes et intraphalangiennes.

Comparé aux porcs bidactyles ordinaires, le porc monodactyle ne présente pas d'autres différences morphologiques que celles constatées par nous aux quatre membres.

Cette particularité anatomique étant la seule caractéristique du porc monodactyle, nous pouvons conclure qu'il ne diffère en rien des porcs ordinaires de Roumanie, qu'il s'agisse de sa résistance aux maladies et à la marche ou de la mise en valeur de la nourriture. Il ne présente par conséquent aucune importance économique digne d'être prise en considération.

Communiqué le 19 octobre 1956

PRINTED IN RUMANIA

Imprimerie № 3
29, B-dul 6 Martie
Bucarest

ERRATA

Page	Ligne	Au lieu de :	Lire :
213	12 en remontant	e de	de
213	11 ,, ,,	n cours	en cours
237	8 ,, ,,	Knä ue	Knäuel
254	19 ,, ,,	ь	B
254	16 ,, ,,	ь	B
273	19 ,, ,,	120	274
297	10	seltene	selten

c. 17.—Revue de Biologie, Tome II, 1957, N° 2.